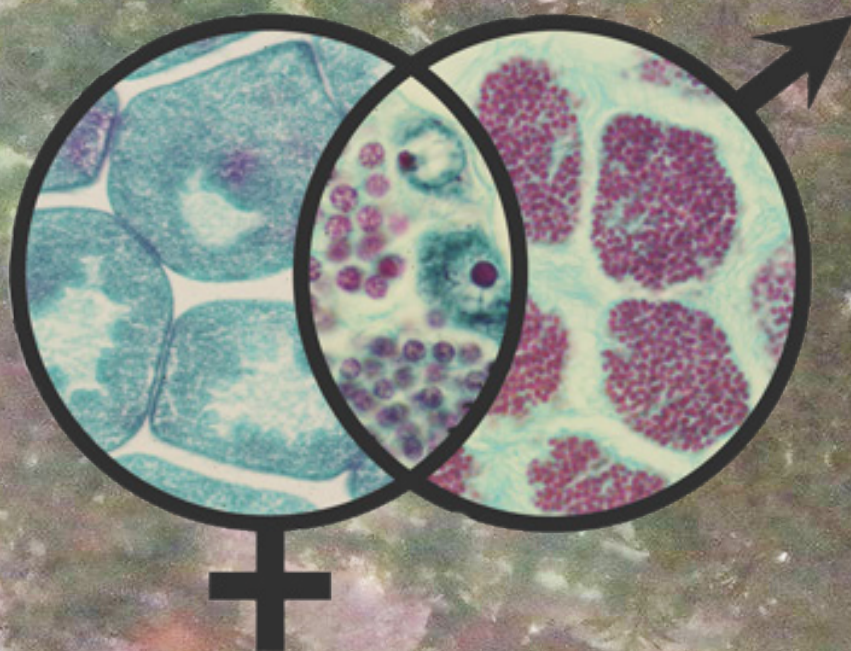


*Líneas Germinales, Ciclo Reproductivo
y Sucesión de Sexos en Ostrea edulis
(Linnaeus, 1758)*

*Tesis Doctoral
Sara Silva Salvado*







**Universidad de Santiago de Compostela
Instituto de Acuicultura**

**Instituto Español de Oceanografía
Centro Oceanográfico de A Coruña**

Tesis Doctoral

Líneas germinales, ciclo reproductivo y sucesión de sexos en *Ostrea edulis* (Linnaeus, 1758)

**Memoria presentada por la Licenciada Sara Silva Salvado para optar al título de Doctora
en Biología por la Universidad de Santiago de Compostela**

Sara Silva Salvado

Santiago de Compostela, 2015





Universidad de Santiago de Compostela
Instituto de Acuicultura



Instituto Español de Oceanografía
Centro Oceanográfico de A Coruña

Óscar García Martín, Profesor Titular del Departamento de Bioquímica y Biología Molecular de la Universidad de Santiago de Compostela; **Joaquín Espinosa Gallego**, Profesor Titular del Departamento de Fisiología de la Universidad de Santiago de Compostela; y **Guillermo Román Cabello**, Investigador Titular del Instituto Español de Oceanografía, Centro Oceanográfico de A Coruña,

CERTIFICAN:

Que el trabajo titulado “ **Líneas germinales, ciclo reproductivo y sucesión de sexos en *Ostrea edulis* (Linnaeus, 1758)**”, que presenta la Lcda. Sara Silva Salvado para optar al grado de Doctora en Biología, ha sido realizado bajo nuestra dirección, y considerando que a la fecha ha sido concluido autorizamos su presentación para que así pueda ser juzgado por el Tribunal correspondiente.

Y para que así conste y surta los efectos oportunos, firmamos la presente en Santiago de Compostela en septiembre de 2015.

Fdo.: Prof. Dr. Óscar García Martín

Fdo.: Prof. Dr. Joaquín Espinosa Gallego

Fdo.: Dr. Guillermo Román Cabello



Esta Tesis se realizó en el marco del Proyecto **“Bivalve conditioning and settlement-keys to competitive hatchery production (SETTLE)”**, financiado por el programa de la Unión Europea: Capacities - Research for the Benefit of Specific Groups (in particular SMEs) Call FP7-SME-2007-1. (2008 -2010).

Así mismo, el trabajo experimental ha obtenido recursos económicos del Proyecto **“Optimización y mejora de la extracción productiva y rentabilidad en la explotación de los bancos naturales, autorizaciones y zonas intermareales de bivalvos comerciales de arena. Gestión sostenible y mejora de la gestión o conservación de los recursos”**, financiado por el Ministerio de Medio Ambiente y Medio Rural y Marino y dirigido por AGAMAR (asociación gallega de mariscadoras) (2011-2013)





Agradecimientos:

A mis directores: Oscar, por su confianza y apoyo todos estos años; Joaquín, por aceptarme en su “familia” y compartir parte de sus conocimientos; y Guillermo, por aceptar a esta última doctoranda.

A todas aquellas personas que, en algún momento formaron parte del Laboratorio de Fisiología de la Facultad de Farmacia de la USC y aportaron su granito de arena a esta Tesis: Rosa e Iria, por su trabajo técnico, iniciarme en el procesamiento histológico y su apoyo; Paula y Ángeles, por su ayuda cuando las ostras nos superaban en número; y a Yaiza y Jesús, por dedicar parte de sus prácticas de ciclo a la ostra.

A la empresa Ostres de la Bahía, Santa Pola, por el suministro puntual y eficiente de las ostras objeto de este estudio.

A Gustavo Hernández, por iniciarme en la microscopía óptica y contestar a todas mis preguntas.

A mis abuelos, por apoyarme y permitirme llegar hasta aquí.

A Inés y Javier, por ser y estar.

A Cristian, porque le tocó una bióloga.

A todos mis amigos biólogos que me acompañaron y apoyaron en algún momento de esta parte de mi vida.

A todos mis amigos y familiares no biólogos, por apoyarme e interesarse por la “animada” vida de las ostras.

Y por último, a todas esas personas que me pararon por el pasillo o por la calle para preguntarme por mi Tesis y darme ánimos.



Abreviaturas

♀	Hembra
♂	Macho
♂♀	Macho y Hembra
Acr	Acrosoma
ADG	Célula adipogranular
At	Atresia ovocitaria
CFS	Cambio de fase sexual
CFS♂→♀	Cambio de fase sexual de macho a hembra
CFS♀→♂	Cambio de fase sexual de hembra a macho
CAux	Célula auxiliar
CB	Cuerpos de Balbiani
CG	Canal Genital
CH	Canal hemolinfático
Conj	Tejido conjuntivo
CrE	Cromatina esférica
CrD	Cromatina diacínética
Ctp	Citoplasma
c/Ovg	Clon de ovogonias
c/Spc1	Clon de espermatoцитos primarios
c/Spc2	Clon de espermatoцитos secundarios
c/Sp2	Clon de espermatogonias secundarias
CS	Cambio de sexo
Dia	Diacinesis
Dip	Diploteno
Dt	Divertículo
EpFb	Epitelio de fibroblastos
EpC	Epitelio ciliado
EV	Envoltura vitelina
Fb	Fibroblasto
Fl	Flagelo
FG	Folículo gonadal
FS	Fase sexual
FS♀	Fase sexual hembra

FS♂	Fase sexual macho
FSF	Fase sexual funcional
G	Gónada
G1	Gónada primaria
GD	Glándula digestiva
Gd	Gonoducto
Gonia Hi	Gonia Hembra inicial
Gonia i	Gonia inicial
Gonia Mi	Gonia Macho inicial
GrV	Gránulo de vitelo
GSC	Células madre germinales/Germinal Stem Cells
GV	Vesícula germinal/Germinal Vesicle
GVBD	Rotura de la vesícula germinal/Germinal Vesicle Breakdown
Hc	Hemocito
HHtc	Hebras de Heterocromatina
HP	Hepatopáncreas
I	Individuo indefinido o indeterminado
IS	Intersexual
IS♂	Intersexual macho
IS♀	Intersexual hembra
IS♂♀	Intersexual macho-hembra
Lep	Leptoteno
μ	Micrometro
M	Manto
M	Mitosis
MA	Músculo aductor
MCC	Masa celular conjuntiva
Me	Meiosis
Me I	Meiosis I
Me II	Meiosis II
Me/ Ovp	Meiosis de ovocito previtelogénico
Met	Metafase
Mncl	Membrana nuclear
Nclo	Nucleolo
Ov	Ovocito
Ovg	Ovogonia

Ovg/c	Clon de ovogonias
Ovg/M	Mitosis de ovogonia
Ovg/Me	Meiosis de ovogonia
Ovp	Ovocito previtelogénico
Ovpt	Ovocito previtelogénico temprano
Ovptv	Ovocito postvitelogénico
OvVj	Ovocito vitelogénico joven
OvVp	Ovocito vitelogénico pedunculado
OvVtd	Ovocito vitelogénico tardío
P	Puesta
P♂	Puesta macho
P♀	Puesta hembra
Paq	Paquiteno
PC	Proliferación clonal
PCf	Proliferación clonal fracasada
PF	Pared folicular
PRT	Proliferación de espermatogonias con reducción de tamaño
RR	Estadío de Reposo-Restauración
SB	Bola espermática /Sperm Ball
SG	Serie gametogénica
SG ♀	Serie gametogénica hembra
SG ♀/Ovg	Serie gametogénica hembra/ Ovogonia
SG ♀/Ovp	Serie gametogénica hembra/ Ovocito previtelogénico
SG ♀/OvV	Serie gametogénica hembra/ Ovocito vitelogénico
SG ♀/OvVj	Serie gametogénica hembra/ Ovocito vitelogénico joven
SG ♀/OvVt	Serie gametogénica hembra/ Ovocito vitelogénico temprano
SG ♂	Serie gametogénica macho
SG ♂/MeI	Meiosis de la serie gametogénica macho
SG ♂/PRT	Proliferación con reducción de tamaño serie gametogénica macho
SG ♂/SB	Serie gametogénica macho/Bolas espermáticas
Spc1	Espermatocito primario
Spc1/c	Clon de espermatocitos primarios
Spc1/Dia	Diacinesis en espermatocito primario
Spc1/Dip	Diploteno en espermatocito primario
Spc1/Lep	Leptoteno en espermatocito primario
Spc1/Met	Metafase en espermatocito primario

Spc1/Zig-Paq	Zigoteno-Paquiteno en espermatocono primario
Spc2	Espermatocono secundario
Spc2/c	Clon de espermatoconos secundarios
Spc2/Me II	Meiosis II en espermatoconos secundarios
Spd-t	Espermátida temprana
Spd-td	Espermátida tardía
Spdt/c	Clon de espermátidas tempranas
Spdtd/c	Clon de espermátidas tardías
Spg	Espermatogonia
Spg1	Espermatogonia primaria
Spg2	Espermatogonia secundaria
Spg/c	Clon de espermatogonias
Spg/s	Espermatogonia silente
Spz	Espermatozoide
Spz/Fg	Fagocitosis de espermatozoide
VC	Célula vesicular/Vesicular Cell
VCj	Célula vesicular joven
VCv	Célula vesicular vieja, en degradación
VsAt	Vesículas de Atresia
Vit	Vitelo
Zig	Zigoteno

Glosario de Conceptos

Para estudiar e interpretar parte de los resultados de esta tesis consideramos necesario disponer de un equipo de conceptos, unos ya son conocimiento establecido y otros se han desarrollado durante la realización de este estudio, todos ellos se muestran conjuntamente. Como unos conceptos entran en la definición de otros, se muestran en orden ascendente acorde a su simplicidad definitoria. Los conceptos ya existentes en la literatura científica están marcados (*) y los demás se establecen y se proponen en esta tesis. Cuando en el texto de la tesis aparece un concepto cuya definición figura en este glosario, se marca el término del concepto con un asterisco (*).

1. Sexo*. - De modo riguroso, se define como **sexo** a un proceso mediante el que una célula reconoce a otra célula e intercambia ADN con ella. En este proceso la célula puede dar, recibir o intercambiar ADN con otra célula (Margulis y Sagan, 1998).
2. Género sexual (GS) y Sexualización. - Definimos el concepto de **género sexual** (GS) en dos niveles de organización de un organismo: a nivel celular y a nivel de organismo como una entidad total.
 - a) A nivel celular, denominamos **género sexual** a una condición que tiene una célula que la capacita para realizar un proceso de sexo –un proceso sexual con otra célula. En los organismos procariotas (bacterias, concretamente) hay múltiples géneros sexuales. Durante la evolución, en los organismos eucariotas y metazoos sólo se han seleccionado dos géneros sexuales, que se denominan **género sexual masculino** (GS♂) y **género sexual femenino** (GS♀).
 - b) En los organismos unicelulares que realizan sexo, este proceso lo ejecuta todo el organismo. Sin embargo, en los metazoos el organismo no realiza el proceso de sexo, sólo lo hacen los **gametos** que produce.
 - c) En los metazoos, el género sexual compromete a todo el organismo, y tanto más cuanto mayor es la complejidad de éste. Así, hay organismos que tienen género sexual masculino y otros que lo tienen femenino.
 - d) En la literatura también se emplea el término **sexo** como sinónimo de **género sexual**, y así lo hacemos en el texto de esta tesis. Entonces, es imprescindible considerar que el término **sexo** tiene dos acepciones conceptuales diferentes: una –la propia– que designa el proceso de sexo que realizan dos células, y la otra, que significa –como sinónimo– el género sexual. El contexto de la frase debe aclarar en cuál de los dos significados del término **sexo** se está. Así, cuando se habla de sexo de un organismo metazoo nos referimos a su género sexual; pero cuando hablamos de sexo a nivel de una célula, debemos tener en cuenta si nos referimos a su género sexual o a un proceso de sexo que la célula está realizando o pudiera realizar, por ejemplo, los espermatozoides y los ovocitos siempre tienen un sexo (género sexual) y son células que también hacen sexo, en este caso hacen un proceso sexual.
 - e) Las características y propiedades con que **un género sexual** dota a un organismo –ya sea procariota, protozoo o metazoo– están codificadas a nivel molecular en su genotipo, en un conjunto de genes que llamamos **genes sexuales** (GSx) y que se ubican en los cromosomas. El conocimiento actual acerca de la identificación de los genes sexuales de las especies, así como su ubicación en los cromosomas, es bastante incompleto; sin embargo, se sabe que en organismos complejos, concretamente en vertebrados, los genes sexuales se ubican en cromosomas concretos del cariotipo, que se nombran **cromosomas sexuales**, y en estos organismos ya se conocen baterías de genes sexuales.

- f) El género sexual influye firmemente, en extensión e intensidad, sobre las características de un organismo, y lo hace a nivel de su desarrollo embrionario, estirpes celulares, histología, anatomía, fisiología y comportamiento; siendo tal influencia tanto mayor cuanto superior es la complejidad del organismo. El organismo manifiesta esta influencia en los niveles antes mencionados mostrando unos caracteres que se denominan **caracteres sexuales**, que son determinados por, y específicos para, cada uno de los dos géneros sexuales.
- g) Definimos como **sexualización** de un organismo tanto a los procesos como a los efectos finales que el género sexual produce en el organismo. La sexualización de un organismo produce sus caracteres sexuales, es realizada por sus **genes sexuales** y ocurre mediante la expresión directa de tales genes y, también, a través de las regulaciones que dichos genes efectúan sobre la expresión de otros genes no-sexuales del genotipo. Por tanto, decimos que el género sexual sexualiza al organismo. Durante la evolución, la sexualización de los organismos ha sido proporcional a la complejidad de estos, abarcando cada vez mayores áreas de su economía.
- h) Los dos primeros niveles donde la sexualización afecta a un organismo metazoo son: **a)** en la especificación de sus series gametogénicas, como masculina o femenina, para producir los gametos masculinos o femeninos, respectivamente; **b)** en la formación de un sistema endocrino, aunque sea elemental, para elaborar las hormonas sexuales (andrógenos y estrógenos).
- i) Moluscos bivalvos y sexualización. - Los moluscos bivalvos son organismos sexualizados acorde a su complejidad, y su sexualización es exigua comparada con la que se observa en organismos más complejos. Por ahora sabemos que la sexualización de los moluscos bivalvos sólo alcanza a: **a)** la especificación de las series gametogénicas que producen los gametos; **b)** la formación de un sistema endocrino elemental, productor de hormonas sexuales (andrógenos y estrógenos) y cuyas estirpes celulares aún no se han identificado.
3. Gonias*. - Es un término general que se utiliza para denominar las estirpes celulares de las **espermatoгонias** y de las **ovogonias**, ya sea de modo individual a cada estirpe o a las dos estirpes conjuntamente.
4. Línea germinal sexual (LG). - Definimos como **línea germinal sexual (LG)** a una línea germinal embrionaria constituida por células embrionarias que, además de proliferar por mitosis, han retenido la capacidad de hacer **meiosis** y originan, por diferenciación, las **espermatoгонias** y las **ovogonias**. Las células de la línea germinal se originan durante la embriogénesis temprana del organismo y sólo tienen vida embrionaria, no pasan al organismo nacido. En el embrión de los organismos **bisexuales** se forma una línea germinal masculina (LG♂) y una línea germinal femenina (LG♀), siendo tales líneas independientes entre sí. La LG♂ produce las **espermatoгонias** y la LG♀ produce las **ovogonias**. En el embrión de los organismos **unisexuales** sólo se forma una línea germinal, masculina o femenina.
- Las espermatoгонias y las ovogonias son las primeras células germinales sexuales que tiene el animal nacido, y en adelante el organismo adulto durante su historia de vida. Las células de una LG retienen la capacidad de hacer meiosis y esta condición la transmiten a las células que derivan de ellas. Sin embargo, no todas las células germinales ejecutan esta capacidad, sólo la realizan las espermatoгонias y las ovogonias.
- Opinamos que las líneas germinales se sexualizan durante la embriogénesis bajo la influencia de los **géneros sexuales** (masculino o femenino), es decir, bajo la acción de los genes que codifican el género sexual. La sexualización de una línea germinal es un proceso por el que una célula de la secuencia celular de la línea germinal es determinada a expresar un género sexual concreto

(masculino o femenino), y esto implica hacer la meiosis de una determinada manera y producir un determinado tipo de gameto, masculino o femenino. Las **espermatogonias** y las **ovogonias** son células germinales sexualizadas. El animal recién nacido, y en adelante el animal adulto en todos sus ciclos reproductivos, ya están implementados con células germinales sexuadas: las espermatogonias y las ovogonias. Opinamos que la sexualización de una línea germinal es realizada por un género sexual.

5. Células germinales*. - Una **célula germinal** es cualquier estirpe celular perteneciente a una línea germinal de un organismo metazoo. La primera célula germinal que surge y funda una línea germinal de un organismo durante su embriogénesis se denomina **célula germinal primordial**. Desde una célula germinal primordial hasta el espermatozoide, así como desde una célula germinal primordial hasta el ovocito, todas estas células son células germinales.
6. Serie gametogénica (SG). - Definimos una **serie gametogénica (SG)** como un **sistema celular** que tiene una trayectoria secuencial de estirpes celulares sexuales, que se genera a partir de una célula inicial –fundadora de la serie– y se desarrolla de modo progresivo hasta producir las células funcionales finales de la serie, que son los gametos. La célula inicial puede ser una espermatogonia (género sexual masculino) o una ovogonia (género sexual femenino).

Una serie gametogénica es un **sistema celular** que evoluciona con el paso del tiempo. La situación inicial del sistema es una célula fundadora estable, espermatogonia u ovogonia, y su situación final es la producción de los **gametos**, espermatozoides u ovocitos, respectivamente. La evolución del sistema consiste en que su célula fundadora –al principio, estable– entra en una situación de inestabilidad que se resuelve alcanzando otra situación de estabilidad, que es la producción de los gametos de la serie. El paso del sistema desde su situación inestable a la estable es realizado por una serie secuencial de procesos celulares que constituyen la evolución del sistema. El desencadenamiento de tales procesos celulares está sometido a regulación por factores externos al sistema (regulación endocrina y regulación por factores externos al organismo, o sea, por el medio ambiente).

Hay dos tipos de series gametogénicas: **a)** la serie gametogénica masculina ($SG\sigma$), que empieza en una espermatogonia –célula fundadora de la serie– y finaliza produciendo múltiples espermatozoides; **b)** la serie gametogénica femenina ($SG\phi$), que empieza en una ovogonia –célula fundadora de la serie– y finaliza produciendo uno o varios huevos.

En la evolución de una $SG\sigma$ ocurren los procesos de proliferación gonial, Meiosis I (MeI), Meiosis II (MeII) y espermiogénesis.

En la evolución de una $SG\phi$ ocurren los procesos de proliferación gonial, Meiosis I (MeI), frenadas meióticas (primera y segunda) y vitelogénesis (en los ovocitos que la experimentan). En algunos organismos los ovocitos no realizan la segunda frenada meiótica y finalizan la meiosis haciendo la Meiosis II (MeII), es el caso del erizo de mar.

Una serie gametogénica está madura cuando ha producido los gametos maduros, o sea, funcionales. Conforme una serie gametogénica avanza en su desarrollo decimos que madura. A medida que una serie gametogénica madura se agotan los elementos celulares anteriores de la serie y finalmente sólo quedan los gametos. Una SG pasa por los estados de inmadurez (gonias), maduración (meiosis y espermiogénesis, en machos; meiosis y vitelogénesis, en hembras) y madurez (gametos).

La serie gametogénica es la **unidad funcional** de una fase sexual.

7. Fase sexual. - Definimos **fase sexual** (FS) como la expresión celular de un género sexual (masculino o femenino) en toda la gónada de un animal, en este caso, de un molusco bivalvo. Una fase sexual es el conjunto de series gametogénicas (SG) correspondientes a un género sexual que actualmente están en desarrollo, o son ya maduras, en la gónada de un molusco. La fase sexual es un concepto global, se expresa en toda la gónada del animal y reúne a todas las series gametogénicas correspondientes a un género sexual (GS). La fase sexual se expresa en sus series gametogénicas.

Hay una fase sexual masculina (FS♂) y una fase sexual femenina (FS♀). La FS♂ es el conjunto de series gametogénicas masculinas (SG♂), y la FS♀ es el conjunto de series gametogénicas femeninas (SG♀).

Una fase sexual puede tener diferentes grados de desarrollo en función del nivel de desarrollo de las series gametogénicas que la constituyen. Asimismo, una fase sexual puede tener diferentes cohortes de series gametogénicas que difieren entre sí en su grado de desarrollo.

Una gónada está madura cuando su fase sexual está madura, es decir, cuando las series gametogénicas que constituyen la fase sexual han producido los gametos, o sea, han madurado.

8. Madurez gonadal, gónada madura. - Una gónada está madura cuando su fase sexual, o una de sus dos fases sexuales (moluscos bisexuales), está madura, es decir, cuando las series gametogénicas que constituyen la fase sexual han producido los gametos, o sea, han madurado.
9. Cohortes. - Definimos como **cohorte** de espermatogonias o de ovogonias a un contingente u hornada de cada una de estas estirpes celulares, que se han producido en un tiempo breve y su función es iniciar o repoblar una fase sexual mediante el desarrollo de series gametogénicas. En la formación y desarrollo de una fase sexual intervienen varias cohortes de gonias. Una cohorte de gonias, masculinas o femeninas, produce una cohorte de series gametogénicas masculinas o femeninas, respectivamente.
10. Dioicismo*, monoicismo* y fases sexuales. - Los moluscos bivalvos **dioicos** tienen la capacidad de expresar sólo una fase sexual en su gónada, que puede ser masculina o femenina. Los moluscos bivalvos **monoicos**, **bisexuales** o **ambisexuales** tienen la capacidad de expresar dos fases sexuales en su gónada, una fase sexual masculina y otra femenina.
11. Moluscos ambisexuales, fase sexual funcional (FSF) y fase sexual no-funcional. - Un molusco **ambisexual** puede expresar las dos fases sexuales con igual o diferente grado de desarrollo de sus respectivas series gametogénicas. Si lo hace con el mismo grado de desarrollo se denomina **hermafrodita simultáneo** o **funcional**. Si lo hace con diferente nivel de desarrollo, entonces la fase sexual que tiene mayor grado de desarrollo –la más avanzada hacia la madurez– la denominamos **fase sexual funcional (FSF)**. La fase sexual funcional determina el **sexo funcional** del molusco, y es la fase sexual que descargará sus gametos en la próxima puesta. La fase sexual con menor grado de desarrollo, y que no emitirá sus gametos en la próxima puesta, la denominamos **fase sexual no-funcional**, y esta fase, aunque está presente, no determina el sexo funcional del molusco. Puede haber dos fases sexuales funcionales: fase sexual funcional masculina (FSF♂) y fase sexual funcional femenina (FSF♀).
12. Moluscos ambisexuales, sexo funcional y sexo no-funcional. - Definimos como **sexo funcional** de un molusco **ambisexual**, que no es hermafrodita simultáneo, al sexo correspondiente a su fa-

_____. El sexo funcional es un sexo actual, no es el sexo del individuo, porque realmente tiene dos sexos. El sexo funcional indica el tipo de gametos que el molusco descargará en la próxima puesta y, por tanto, cómo el animal se comportará sexualmente en dicha puesta, si como **macho** o como **hembra**.

Definimos como **sexo no-funcional** de un molusco **ambisexual**, que no es hermafrodita simultáneo, al sexo correspondiente a su fase sexual no-funcional. El sexo no-funcional indica el tipo de gametos que el molusco no-descargará en la próxima puesta.

Los moluscos ambisexuales que son hermafroditas simultáneos no tienen sexo funcional ni tampoco sexo no-funcional porque desarrollan, maduran y descargan las fases sexuales masculina y femenina simultáneamente.

13. Moluscos ambisexuales hermafroditas* y no-hermafroditas*. - Un molusco ambisexual que produce sus dos fases sexuales con igual grado de desarrollo es un animal hermafrodita, hermafrodita simultáneo, hermafrodita funcional o hermafrodita estricto. Un molusco que no lo hace así, o sea, que desarrolla sus dos fases sexuales con diferente grado de desarrollo no es un molusco hermafrodita, sólo es un molusco ambisexual o bisexual. Son hermafroditas estrictos los pectínidos *Pecten maximus* (vieira) y *Aequipecten opercularis* (volandeira). No son hermafroditas estrictos, sólo son ambisexuales, los bivalvos del género *Ostrea* y el pectínido *Chlamys varia* (Iglesias, 2012). Elementos para elaborar estos conceptos proceden de Coe (1943b).
14. Moluscos ambisexuales y folículos gonadales*. - Los moluscos ambisexuales pueden desarrollar sus dos fases sexuales en un mismo folículo gonadal o en folículos diferentes. Cuando lo hacen en un mismo folículo se denominan, además, **intersexuales**. Para los moluscos que lo hacen en folículos diferentes no hay actualmente un término que lo designe. Son moluscos **intersexuales** los bivalvos del género *Ostrea*, el pectínido *Chlamys varia* (zamburiña) (Iglesias, 2012) y el larvíparo -broma ("shipworm")- *Teredo navalis*. Los pectínidos *Pecten maximus* (vieira) y *Aequipecten opercularis* (volandeira) desarrollan las dos fases sexuales en folículos gonadales diferentes. Elementos para elaborar este concepto proceden de Policansky (1982).
15. Moluscos ambisexuales, cambio de fase sexual y cambio de sexo
 - a) Los bivalvos ambisexuales que son hermafroditas estrictos nunca cambian de fase sexual, ni de sexo, ni dentro de un mismo periodo reproductivo, ni de un periodo reproductivo al siguiente. En cada ciclo reproductivo desarrollan y descargan ambas fases sexuales, la masculina y la femenina.
 - b) Hay bivalvos que cambian de fase sexual pero no cambian de sexo, y hay otros que cambian de fase sexual y esto implica el cambio de sexo. La cuestión estriba en que el cambio de fase sexual no siempre implica un cambio de sexo.
 - c) Definimos el cambio de fase sexual como un **cambio de fase sexual funcional**, es decir, como el cambio de una fase sexual funcional de un sexo a la fase sexual funcional del otro sexo; o sea, el cambio de la **FSF♂** a la **FSF♀** o a la inversa. Para que ocurra el cambio de fase sexual funcional tiene que suceder lo siguiente: **a)** el molusco desarrolla la fase sexual funcional de un sexo, por ejemplo la **FSF♂**, y realiza la descarga (puesta) de esta fase; **b)** seguidamente desarrolla la fase sexual funcional del otro sexo, en este caso la **FSF♀**, para realizar posteriormente su descarga (puesta). Cuando se cumplen estas dos condiciones decimos que ocurre un cambio de fase sexual. Los cambios de fase sexual suceden después y a continuación de las puestas.

- d) Cambio de fase sexual pero sin cambio de sexo.- Hay moluscos que desarrollan dos o más fases sexuales funcionales de diferente sexo en un mismo periodo reproductivo, es el caso de las ostras larvíparas (*Ostra edulis*, *Ostrea lurida*). Estos bivalvos cambian de fase sexual pero no cambian de sexo.
 - e) Cambio de fase sexual con cambio de sexo.- Hay bivalvos que en cada ciclo reproductivo sólo desarrollan una fase sexual funcional, es el caso de las ostras ovíparas (*Ostrea virginica*, *Crassostrea gigas*, *Ostrea angulata*) y del pectínido *Chlamys varia* (Iglesias, 2012). Cuando estos moluscos desarrollan una fase sexual funcional de un sexo durante un periodo reproductivo y en el ciclo reproductivo siguiente producen la fase sexual funcional del otro sexo, entonces decimos que ocurrió un cambio de sexo, o sea, el animal cambió de sexo. En estos bivalvos el cambio de fase sexual funcional conlleva el cambio de sexo y, así mismo, el cambio de sexo implica el cambio de fase sexual funcional. Cuando hay cambio de sexo, éste ocurre a continuación de la puesta de la fase sexual funcional.
 - f) El concepto de **cambio de sexo** impone tres condiciones: **a)** el individuo tiene que desarrollar sólo una fase sexual funcional de un sexo durante un periodo reproductivo; **b)** en el siguiente ciclo reproductivo tiene que desarrollar la fase sexual funcional del otro sexo; **c)** en un mismo periodo reproductivo no tiene que desarrollar dos fases sexuales funcionales.
 - g) Por tanto, el **cambio de sexo** es un **cambio de sexo funcional** y sólo ocurre de un periodo reproductivo al siguiente, o sea, entre periodos reproductivos contiguos; nunca sucede dentro de un mismo periodo reproductivo. El **cambio de sexo** sólo ocurre después de la puesta.
 - h) Así que, el cambio de fase sexual funcional no siempre implica un cambio de sexo funcional, pero el cambio de sexo funcional siempre requiere un cambio de fase sexual funcional.
- Wesley R. Coe es el autor que con mayor extensión trata el cambio de sexo en los moluscos bivalvos, pero no se detiene a definirlo; aún así, en sus publicaciones (Coe, 1932, 1934, 1943a, 1943b) se vislumbra parte del concepto que aquí definimos.

16. Ciclo reproductivo, ciclo gonadal y periodo reproductivo.- La gónada de los moluscos bivalvos es un **sistema** que exhibe una evolución temporal recurrente, es decir, una evolución en la que el sistema retorna sin cesar a un estado próximo, o semejante, a otros que ya ha visitado en el pasado; en consecuencia, la gónada realiza **ciclos** que tienen un **periodo temporal** asociado. Definimos como **ciclo reproductivo** de un molusco bivalvo a la totalidad de procesos celulares que ocurren en la gónada del animal y conducen a la producción y descarga de gametos; estos procesos suceden de forma secuencial y cíclica, de ahí su nombre. Como en un ciclo reproductivo la gónada hace un ciclo de tales procesos celulares, también al ciclo reproductivo se le denomina **ciclo gonadal**.

También, se alude al ciclo reproductivo con el nombre de ciclo gametogénico, pero no es correcto hacerlo porque el campo de ambos conceptos sólo se superpone en el caso de los moluscos dioicos; en los bivalvos monoicos el concepto de ciclo reproductivo es más amplio que el de ciclo gametogénico. Además, la gametogénesis es un fenómeno que ocurre dentro de un ciclo reproductivo o ciclo gonadal.

Definimos como **periodo reproductivo** a la extensión temporal en la que ocurre un ciclo reproductivo, es decir, a la duración de un ciclo reproductivo.

- a) Un ciclo gonadal dura aproximadamente 1 año, por tanto, el periodo reproductivo es de 1 año, y generalmente se extiende desde el inicio del otoño de un año hasta el final del verano del año siguiente.

- b) Un ciclo gonadal se inicia con la formación o restauración de la gónada, continúa con la gametogénesis y finaliza con la descarga de los gametos.
- c) En cada periodo reproductivo el molusco construye una única gónada que, a su vez, sólo hace un ciclo gonadal. Es decir, cuando se cumple un periodo reproductivo, la gónada retorna a su situación inicial y emprende un nuevo ciclo.
- d) Si el molusco es dioico, en cada ciclo gonadal el animal desarrolla, madura y descarga sólo una fase sexual, masculina o femenina.
- e) Si el molusco es monoico –ambisexual, bisexual– en cada ciclo reproductivo el animal puede desarrollar y descargar una, dos o más fases sexuales; si desarrolla dos o más fases sexuales, normalmente son de distinto sexo y estas fases se suceden alternándose.

17. Clase sexual.- El concepto de clase sexual se aplica a los moluscos bivalvos ambisexuales que no son hermafroditas simultáneos, o sea, se aplica a los moluscos bivalvos que son intersexuales y asincrónicos. La determinación de la clase sexual requiere el estudio histológico de la gónada del animal.

- a) Definimos como **clase sexual** a una combinación del grado de desarrollo de las fases sexuales masculina y femenina en la gónada del molusco. La clase sexual es un concepto funcional que contempla el número de fases sexuales en desarrollo y su grado de progreso.
- b) La asignación de **clases sexuales** a este tipo de moluscos es una herramienta útil para estudiar cómo el molusco maneja el desarrollo de sus fases sexuales en un ciclo reproductivo natural, en su historia de vida y en los experimentos de acondicionamiento.
- c) Un individuo ambisexual que tiene sexualidad consecutiva –el pectínido *Chlamys varia* (Iglesias, 2012)– o sexualidad alternativa (*Ostrea virginica*, *Crassostrea gigas*, *Ostrea angulata*) (Coe, 1943b), puede experimentar una o más clases sexuales en su historia de vida; también, la especie –o una población de la misma– puede estar constituida por individuos que tienen clases sexuales diferentes.
- d) Un individuo ambisexual que tiene sexualidad consecutiva rítmica (Coe, 1943b) –caso de *Ostrea edulis* y de *Ostrea lurida*– puede experimentar varias clases sexuales en un ciclo reproductivo, así como en su historia de vida. También, la especie –o una población de la misma– puede estar estructurada en un momento determinado por individuos con clases sexuales diferentes.
- e) El concepto de clase sexual que aquí definimos es análogo al concepto de **condición sexual** utilizado, pero no definido, por Wesley R. Coe (Coe, 1943b).

18. Sexualidad de un molusco bivalvo ambisexual.- Definimos la sexualidad de un molusco bivalvo ambisexual como el modo de expresión de sus fases sexuales, masculina y femenina, durante su historia de vida. Partiendo de aquí, la conjunción de la sexualidad de los moluscos bivalvos ambisexuales con su periodo reproductivo genera los **tipos de sexualidad** de tales moluscos. En cuanto a estos tipos de sexualidad, aceptamos los tipos de sexualidad propuestos por Wesley R. Coe (Coe, 1943b), que damos aquí por reproducidos, y no tenemos nada más que añadir.



Índice

1. INTRODUCCIÓN	27
1.1 Cultivo de moluscos.....	29
1.2 La Ostricultura.....	30
1.3 Ostricultura en España	33
1.4 Condiciones climatológicas de Alicante	34
1.5 Ostrea edulis	38
1.5.1 Clasificación.....	38
1.5.2 Características morfológicas.....	39
1.5.3 Biología.....	39
1.5.4 Ciclo vital	42
1.5.5 Cultivo de Ostrea edulis	44
1.5.6 Distribución geográfica y limitaciones en la producción de Ostrea edulis	49
2. OBJETIVOS	55
3. MATERIAL Y MÉTODOS	59
3.1 Material biológico	61
3.1.1 Medio natural	61
3.1.2 Acondicionamientos.....	64
3.2 Procesado histológico de las muestras	68
3.3 Recogida de datos.....	71
3.4 Procesado de datos.....	73
4. MORFOGÉNESIS DE LA GÓNADA	77
4.1 Origen de la gónada, líneas germinales sexuales, espermatogonias y ovogonias	79
4.2 Morfogénesis de la gónada.....	83
4.3 Evolución (crecimiento) de la gónada.....	86
4.4 Tejido de reserva.....	89
4.5 Discusión.....	90
5. LÍNEAS GERMINALES Y GAMETOGÉNESIS.....	91
5.1 Génesis de las espermatogonias y de las ovogonias.....	93
5.2 Origen de la gónada y procedencia de la masa celular conjuntiva (MCC).....	95
5.3 Sexualización de las espermatogonias primarias y de las ovogonias	95
5.4 Evolución de las espermatogonias primarias y de las ovogonias en el seno de la masa celular conjuntiva (MCC).....	95
5.5 Composición de la masa celular conjuntiva (MCC) en espermatogonias primarias y en ovogonias	97
5.6 Espermatogénesis y serie gametogénica masculina.....	98
5.6.1 Espermatogonias primarias y secundarias	103

5.6.2 Espermatocitos primarios.....	103
5.6.3 Meiosis.....	103
5.7 Fagocitosis de espermatozoides.....	110
5.8 Ovogonias, ovogénesis y serie gametogénica femenina.....	111
5.8.1 Ovogonias	111
5.8.2 Ovogénesis y serie gametogénica femenina	112
5.8.2.1 Meiosis, vitelogénesis y cuerpos de Balbiani	115
5.9 Atresia ovocitaria.....	124
5.10 Fecundidad de <i>Ostrea edulis</i> . Huevos: tamaño, cantidad y modalidad de puesta. Desarrollo embrionario.....	125
5.11 Discusión.....	129
5.11.1 Origen de las espermatogonias y de las ovogonias.....	129
5.11.2 Masa celular conjuntiva.....	131
5.11.3 Serie gametogénica masculina	131
5.11.4 Serie gametogénica femenina.....	132
5.11.5 Cuerpos de Balbiani.....	133
5.11.6 Atresia ovocitaria	133
5.11.7 Dinámica de las fases sexuales masculina y femenina.....	133
6. CLASES SEXUALES Y REPOSO Y RESTAURACIÓN DE LA GÓNADA.....	135
6.1 Conceptos de Clase Sexual y de Sexo Funcional, y su aplicación a <i>Ostrea edulis</i>	137
6.2 Descripción de las clases sexuales que se proponen para <i>Ostrea edulis</i>	139
6.2.1 Clase sexual sin fases sexuales en desarrollo.....	139
6.2.2 Clases sexuales con una fase sexual en desarrollo.....	140
6.2.3 Clases sexuales con dos fases sexuales en desarrollo.....	142
6.2.4 Reposo y Restauración de la gónada	152
6.3 Discusión.....	159
7. CAMBIO DE SEXO Y ESTADIO DE REPOSO-RESTAURACIÓN.....	167
7.1 Planteamiento del cambio de sexo en <i>Ostrea edulis</i>	169
7.2 Cambio de sexo y estadio de Reposo- Restauración en el medio natural	169
7.2.1 Cambio de sexo y estadio de Reposo- Restauración en animales de 0 años	171
7.2.2 Cambio de sexo y estadio de Reposo- Restauración en animales de 1 año.....	174
7.2.3 Cambio de sexo y estadio de Reposo- Restauración en animales de 2 años	176
7.3 Cambio de sexo y estadio de Reposo- Restauración en los experimentos de acondicionamiento...177	
7.3.1 Estadio de Reposo- Restauración en las ostras de 0 años sometidas a acondicionamiento.....179	
7.3.2 Estadio de Reposo- Restauración en las ostras de 1 año sometidas a acondicionamiento	179
7.3.3 Cambio de Fase Sexual de macho a hembra y viceversa en ostras de 0 años sometidas a acondicionamiento.....	182
7.3.4 Cambio de Fase Sexual de macho a hembra y viceversa en ostras de 1 año sometidas a acondicionamiento.....	185
7.4 Discusión.....	189
7.4.1 Estadio de Reposo- Restauración	189

7.4.2 Cambio de Fase Sexual.....	189
8. CICLO NATURAL.....	191
8.1 Fases Sexuales funcionales.....	193
8.1.1 Población Junio 08	193
8.1.1.1 Resumen de los resultados de la evolución de las fases sexuales funcionales de la población 08 en el medio natural	200
8.1.2 Población Junio 07	200
8.1.2.1 Resumen de los resultados de la evolución de las fases sexuales funcionales de la población 07 en el medio natural	206
8.1.3 Población Junio 09	206
8.1.3.1 Resumen de los resultados de la evolución de las fases sexuales funcionales de la población 09 en el medio natural	208
8.1.4 Resumen general de la estacionalidad de las Fases Sexuales.....	208
8.2 Sexo funcional y clases sexuales.....	209
8.2.1 Población Junio 08	210
8.2.1.1 Resumen de los resultados de la evolución de las funcionalidades sexuales y las clases sexuales de la población 08 en el medio natural	217
8.2.2 Población Junio 07	219
8.2.2.1 Resumen de los resultados de la evolución de las funcionalidades sexuales y las clases sexuales de la población 07 en el medio natural	226
8.2.3 Población Junio 09	227
8.2.3.1 Resumen de los resultados de la evolución de las funcionalidades sexuales y las clases sexuales de la población 09 en el medio natural	230
8.2.4 Resumen general de la funcionalidad sexual y las clases sexuales	231
8.3 Discusión.....	232
9. ACONDICIONAMIENTOS.....	243
9.1 Acondicionamiento 1: Efecto del fotoperiodo, la temperatura y la edad	245
9.1.1 Efecto del acondicionamiento 1 sobre el desarrollo de las Fases Sexuales	246
9.1.1.1 Resumen de los efectos del acondicionamiento 1 sobre el desarrollo de las Fases Sexuales.....	255
9.1.2 Efecto del acondicionamiento 1 sobre el sexo (funcionalidad sexual) y las clases sexuales.....	256
9.1.2.1 Resumen de los efectos del acondicionamiento 1 sobre la funcionalidad y las clases sexuales	266
9.2 Acondicionamiento 2: Efecto del fotoperiodo y la edad.....	270
9.2.1 Efecto del acondicionamiento 2 sobre el desarrollo de las Fases Sexuales	270
9.2.1.1 Resumen de los efectos del acondicionamiento 2 sobre las fases sexuales a través de sus series gametogénicas	279
9.2.2 Efecto del fotoperiodo sobre el sexo (funcionalidad sexual) y las clases sexuales	280
9.2.2.1 Resumen de los efectos del acondicionamiento 2 sobre la funcionalidad sexual y las clases sexuales	287
9.3 Acondicionamiento 3: Efecto del fotoperiodo sobre la gónada en desarrollo	289

9.3.1 Efecto del fotoperiodo sobre el desarrollo de las Fases Sexuales	289
9.3.1.1 Resumen de los efectos del fotoperiodo sobre el desarrollo de las Fases Sexuales.....	292
9.3.2 Efecto del fotoperiodo sobre el sexo (funcionalidad sexual) y las clases sexuales	292
9.3.2.1 Resumen del efecto del fotoperiodo sobre el sexo (funcionalidad sexual) y las clases sexuales	294
9.4 Discusión.....	296
9.4.1 Efecto de los acondicionamientos sobre el desarrollo de las fases sexuales	296
9.4.2. Efecto de los acondicionamientos sobre el sexo y las clases sexuales	298
10. USO Y DISTRIBUCIÓN DE LOS RECURSOS EN EL MEDIO NATURAL	303
10.1 Vías de distribución de la energía obtenida a través del alimento.....	305
10.1.1 Reservas.....	305
10.1.2 Gasto reproductor.....	306
10.1.3 Crecimiento somático	306
10.2 Estacionalidad del uso de los recursos en los distintos grupos poblacionales.....	307
10.2.1. Población 09.....	307
10.2.1.1 Tejido de Reserva	307
10.1.2. Gasto reproductor.....	311
10.1.3 Crecimiento somático	312
10.2.2 Población 08.....	313
10.2.2.1 Tejido de Reserva	313
10.2.2.2 Gasto reproductor.....	320
10.2.2.3 Crecimiento somático	321
10.2.3. Población 07.....	323
10.2.3.1. Tejido de Reserva	323
10.2.3.2 Gasto reproductor.....	331
10.2.3.3 Crecimiento somático	332
10.3. Discusión.....	334
11. USO Y DISTRIBUCIÓN DE LOS RECURSOS EN ACONDICIONAMIENTO	343
11.1 Acondicionamiento 1	345
11.1.1 Medio natural	345
11.1.2 Temperatura baja y fotoperiodo corto	348
11.1.3 Temperatura alta y fotoperiodo largo.....	351
11.1.4 Temperatura baja y fotoperiodo largo.....	354
11.1.5 Temperatura alta y fotoperiodo corto	357
11.1.6 Resumen de los efectos del Acondicionamiento 1 sobre el uso y la distribución de las reservas	360
11.2 Acondicionamiento 2	363
11.2.1 Medio natural	363
11.2.2 Fotoperiodo 0 horas de luz	365
11.2.3 Fotoperiodo 8 horas de luz	368

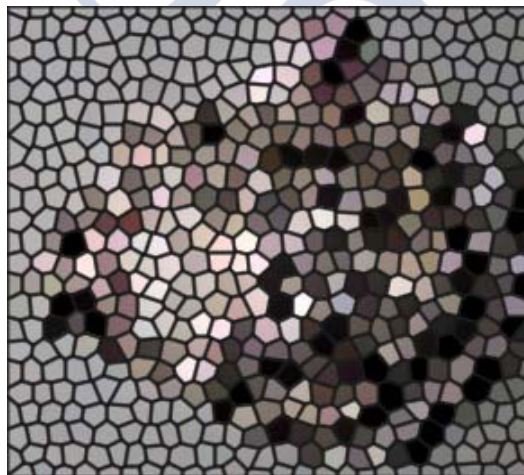
11.2.4 Fotoperiodo 16 horas de luz	371
11.2.5 Fotoperiodo 24 horas de luz	374
11.1.6 Resumen de los efectos del Acondicionamiento 2 sobre el uso y la distribución de las reservas	377
11.3. Acondicionamiento 3	379
11.3.1 Medio natural	379
11.3.2 Fotoperiodo 0 horas de luz	380
11.3.3 Fotoperiodo 16 horas de luz	382
11.3.4 Resumen de los efectos Acondicionamiento 3 sobre el uso y la distribución de las reservas.....	384
11.4 Discusión.....	386
Conclusiones finales.....	389
Anexo: Parásitos en las poblaciones estudiadas	393
Bibliografía	398





CAPÍTULO 1:

INTRODUCCIÓN





1.1 Cultivo de moluscos

La acuicultura de moluscos, a escala mundial, tiene una gran importancia, tanto en volumen de producción como en valor económico (Fig. 1.1 y Fig. 1.2). El cultivo de moluscos, respecto al de peces, tiene destacables ventajas, ya que el coste de producción es menor, sobretudo en la fase de engorde, donde en el caso de la cría de peces, hay que disponer de instalaciones, muchas veces en tierra, que pueden suponer inversiones económicas importantes, así como suministrarles alimento y tratamientos sanitarios que encarecen el producto final. Sin embargo, los moluscos se cultivan en el mar y el alimento es el disponible en el medio. Por otro lado, la mano de obra requerida para la acuicultura de peces es limitada y especializada, mientras que el marisqueo es un área típicamente artesanal, aunque, últimamente se tiende a profesionalizar determinadas áreas, como la producción de larvas, para lograr obtener una explotación sostenible.

Producción mundial de la acuicultura: tasa anual media de crecimiento de los distintos grupos de especies

Time period	Crustaceans	Molluscs	Freshwater fish	Diadromous fish	Marine fish	Overall
(Percentage)						
1970–2004	18.9	7.7	9.3	7.3	10.5	8.8
1970–1980	23.9	5.6	6.0	6.5	14.1	6.2
1980–1990	24.1	7.0	13.1	9.4	5.3	10.8
1990–2000	9.1	11.6	10.5	6.5	12.5	10.5
2000–2004	19.2	5.3	5.2	5.8	9.6	6.3

Fig. 1.1. Tabla de la producción mundial de la acuicultura. Fuente: FAO, 2006.

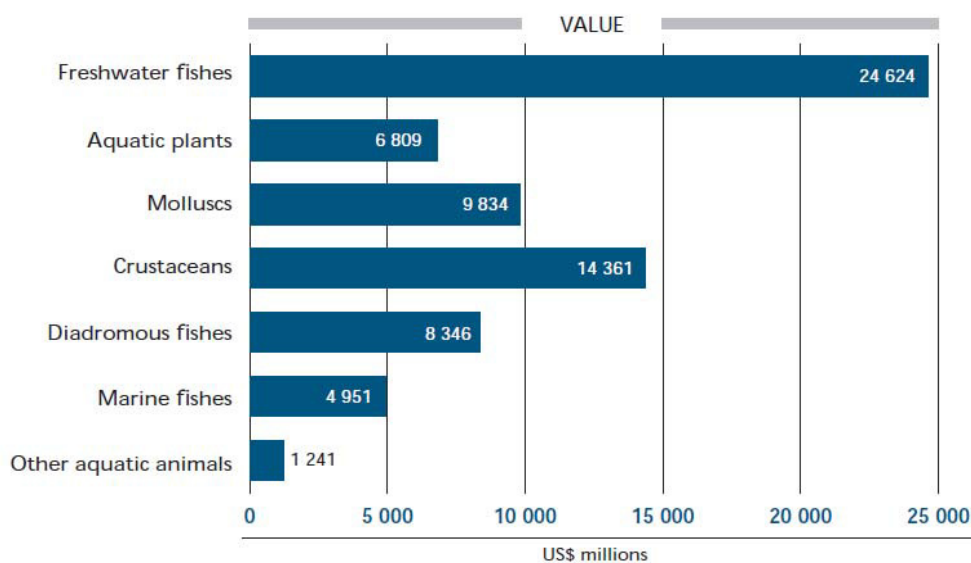


Fig. 1.2. Valor en dólares de la producción mundial de la acuicultura mundial. Fuente: FAO, 2006

La producción de moluscos se extiende por todos los continentes, y cada país destaca por la producción de una o varias especies. Estas especies pueden ser autóctonas o importadas para su cultivo, por su alta capacidad de adaptación y crecimiento en la región a introducir (Fig. 1.3).

Principales países productores de moluscos	
<i>Países</i>	<i>Especies</i>
España, Francia, Holanda y Filipinas	Mejillones <i>Mytilus edulis</i> <i>Mytilus smaragdinus</i>
Japón, Corea, España, Francia, Portugal, Gran Bretaña, Australia, Nueva Zelanda, Estados Unidos	Ostras <i>Ostrea edulis</i> <i>Crassostrea angulata</i> <i>Crassostrea gigas</i> <i>Crassostrea virginica</i> <i>Crassostrea commercialis</i>
Sudeste Asiático, España, Francia, Gran Bretaña, Estados Unidos	Almejas <i>Tapes decussata</i> <i>Tapes pullastra</i> <i>Tapes japonica</i> <i>Mercenaria mercenaria</i>
Japón	Abulones <i>Haliotis discus</i>

Fig. 1.3. Tabla de los principales países productores de moluscos. Fuente: Cifuentes et al, 2006

1.2 La ostricultura

El consumo de ostras como producto de lujo se estableció en el Imperio Romano. En esta época, la ostricultura se limitaba a recolectar ostras del medio natural y engordarlas en estanques de pantanos salados (FAO, 2006). En el siglo XVIII, el consumo de ostras llegó a su punto máximo (Cifuentes

et al, 2006). Durante los S. XVIII y XIX, se produjo una sobreexplotación de los bancos naturales de ostras, con lo que fue preciso desarrollar sistemas para la captura de semilla de ostras para su posterior engorde (FAO, 2006).

Existen un alto número de especies de ostras cultivadas con distinto grado de interés comercial (alimentación, producción de perlas...) (Fig. 1.4).

Ostras y ostiones de interés comercial	
<i>Ostrea edulis</i>	Ostra plana o europea
<i>Ostrea lurida</i>	Ostra de California
<i>Ostrea angulata</i>	Ostra portuguesa
<i>Ostrea crynusi</i>	Ostra de Córcega
<i>Ostrea commercialis</i>	Ostra de Argentina
<i>Ostrea nippona</i>	Ostra de Japón
<i>Crassostrea virginica</i>	Ostión americano
<i>Crassostrea rhizophorae</i>	Ostra del mangle
<i>Crassostrea gigas</i>	Ostión japonés
<i>Crassostrea madresensis</i>	Ostión de Filipinas

Fig. 1.4. Tabla de los ostreidos de interés comercial. Fuente: Cifuentes et al, 2006

Cada especie tiene unos requerimientos de temperatura, fotoperiodo, alimentación y salinidad específicos; estos requerimientos son los que determinan la distribución natural de las distintas especies, y por lo tanto su cultivo (Fig. 1.5).

Hay especies que tienen una buena adaptación, en relación a la reproducción y el crecimiento, en áreas geográficas donde no se localizan naturalmente; en caso de que estas especies tengan un interés comercial pueden ser importadas para su cultivo.

Condiciones para la reproducción de las principales especies de ostras comerciales			
Especies	Época de reproducción	Temperatura en °C	Salinidad (‰)
<i>Ostrea edulis</i>	Junio-septiembre	20 o +	25 o +
<i>Ostrea commercialis</i>	Junio-diciembre	21-23	15-30
<i>Crassostrea virginica</i>	Abril-noviembre	20 ó +	10-32
<i>Crassostrea rizophorae</i>	Mayo-septiembre	20 ó +	22-40
<i>Crassostrea gigas</i>	Mayo-septiembre	19-25	23-28

Fig. 1.5. Requerimientos ambientales para la reproducción de las principales especies de ostras comerciales. Fuente: Cifuentes et al, 2006

Sin embargo, estas condiciones pueden variar según la región geográfica donde se localicen, es decir, una misma especie puede tener distintos requerimientos según el área geográfica donde se desarrolla, es lo que se denominan razas fisiológicas (Loosanoff, 1962).

Según las condiciones ambientales propias de cada región geográfica, y las condiciones requeridas por las distintas especies, cada país destaca por la producción de una o varias especies, que son las que tienen un mejor rendimiento en reproducción y crecimiento (Fig. 1.6).

País	Especie
Francia, Japón, Estados Unidos	<i>Crassostrea gigas</i>
Australia	<i>Crassostrea commercialis</i>
Nigeria	<i>Ostrea gasar</i> <i>Ostrea tilipa</i>
Cuba y Venezuela	<i>Crassostrea rhizophorae</i>
México	<i>Crassostrea virginica</i> <i>Crassostrea chilensis</i> <i>Crassostrea cortiziensis</i> <i>Crassostrea gigas</i>

Fig. 1.6. Especies de ostras cultivadas por los mayores productores. Tabla realizada según los datos de la FAO 2010

1.3 Ostricultura en España

España es el 14º productor mundial de ostra y el 3º de la UE (Fig. 1.7).

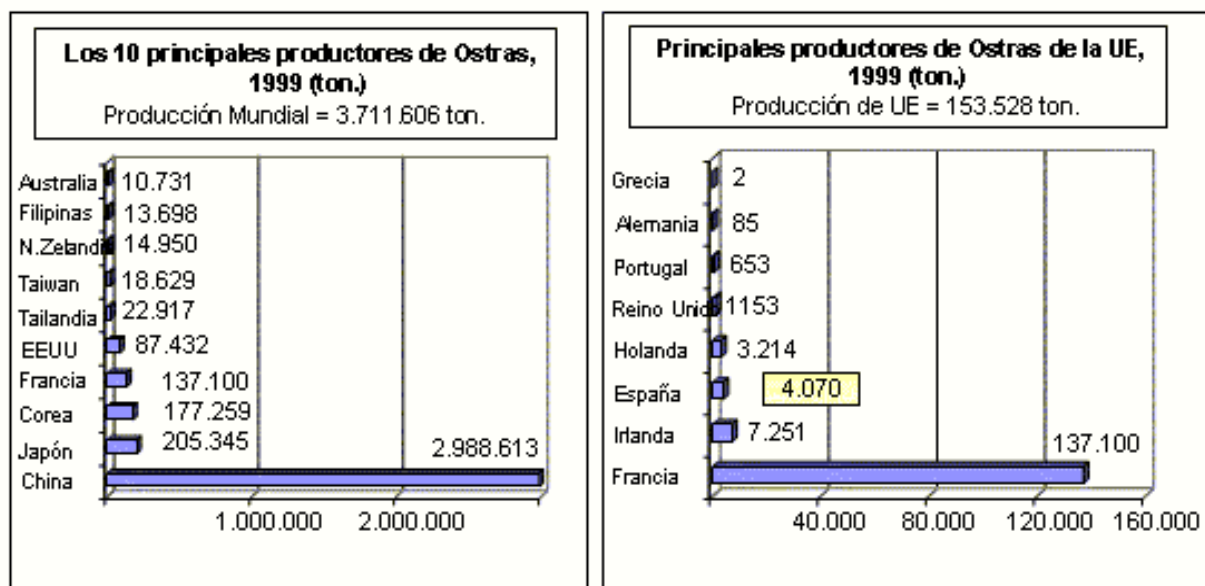


Fig. 1.7. Gráficos de la cantidad de ostras producidas por los mayores productores, mundiales y de la Unión Europea. Fuente: FAO, 2010

En el año 1999, España produjo 4.070 toneladas de ostras, lo que ha significado un incremento del 12 por ciento en relación a 1998. Esta producción representa un récord de la ostricultura española en la década de los 90, aunque el máximo histórico fue alcanzado en 1972, con 6.700 toneladas (Polanco et al, 2002).

Principalmente se cultivan dos especies de ostra: la ostra plana (*Ostrea edulis*) y el ostión japonés (*Crassostrea gigas*).

La ostra plana es la más importante, y representó, en el año de 1999, el 82 por ciento de la producción, mientras que la ostra japonesa sólo el 17 por ciento (Polanco et al, 2002)

La producción de la ostra plana se centra, principalmente, en Galicia. El ostión japonés se reparte entre Galicia, la costa cantábrica, el Delta del Ebro y la región sur atlántica. De la producción total de ostras, en 1999, el 10,8 por ciento correspondió a capturas (Polanco et al, 2002)

La industria de la ostricultura española consta, principalmente de pequeñas empresas familiares, lo que determina las características y tecnología de la producción. De hecho, la tecnología utilizada continúa siendo de carácter artesanal. Como consecuencia de esta tecnología desfasada, la producción de ostra prácticamente se limita al engorde de semilla procedente de países mediterráneos, con los consecuentes problemas de importación de patógenos asociados (Polanco et al, 2002)

Sin embargo, en el Cantábrico, en la ría de Tinamenor, hay una experiencia pionera, donde se producen larvas y semilla de ostra, con lo que se cierra el ciclo biológico del animal y se optimiza la producción, con lo que España posee la tecnología necesaria, pero esta no está extendida (Polanco et al, 2002)

Galicia tiene un gran potencial para la producción de ostra, sin embargo en la realidad, este cultivo es muy limitado. Principalmente por la competencia de la producción del mejillón, por la carencia de empresas que produzcan y suministren semilla y la escasez de bancos naturales. Esta baja presencia de bancos naturales se debe a la alta explotación y la mortalidad causada por patógenos introducidos con la semilla importada (Polanco et al, 2002)

El clima mediterráneo, en Alicante, es una variedad del clima subtropical (clima mediterráneo típico). Se caracteriza por sus inviernos templados; y los veranos secos y calurosos, dominados por el anticiclón de las Azores. Se caracteriza por tener una pluviosidad bastante escasa (500 mm) y concentrada en las estaciones intermedias (primavera y otoño), coincidiendo con el predominio de los vientos del Oeste.

Concretamente, Alicante cuenta con un clima mediterráneo árido, las temperaturas oscilan entre los 16,8° C y 6,2° C de enero y los 30,6° C y 20,4° C de agosto, siendo la temperatura media anual de 17,8° C, contándose como excepcionales tanto las heladas como las temperaturas por encima de los 40° C. La oscilación térmica diaria es muy pequeña debido a la influencia marítima, aunque en episodios ocasionales de viento de poniente puede superar los 15°C (Fig. 1.10).

Las precipitaciones son de 336 mm anuales, siendo septiembre y octubre los meses más lluviosos debido al fenómeno conocido como “gota fría”, pudiéndose alcanzar más de 200 mm en 24 horas, lo que puede provocar inundaciones. Esta irregularidad es lo que explica que al año sólo haya 37 días lluviosos mientras que las horas de sol son 2.864 (wikipedia).

La nieve es un fenómeno extremadamente raro; se produjo en enero de 1885, diciembre de 1926 (la mayor nevada de los últimos 2 siglos que cuajo en toda la ciudad) y en enero de 1945.

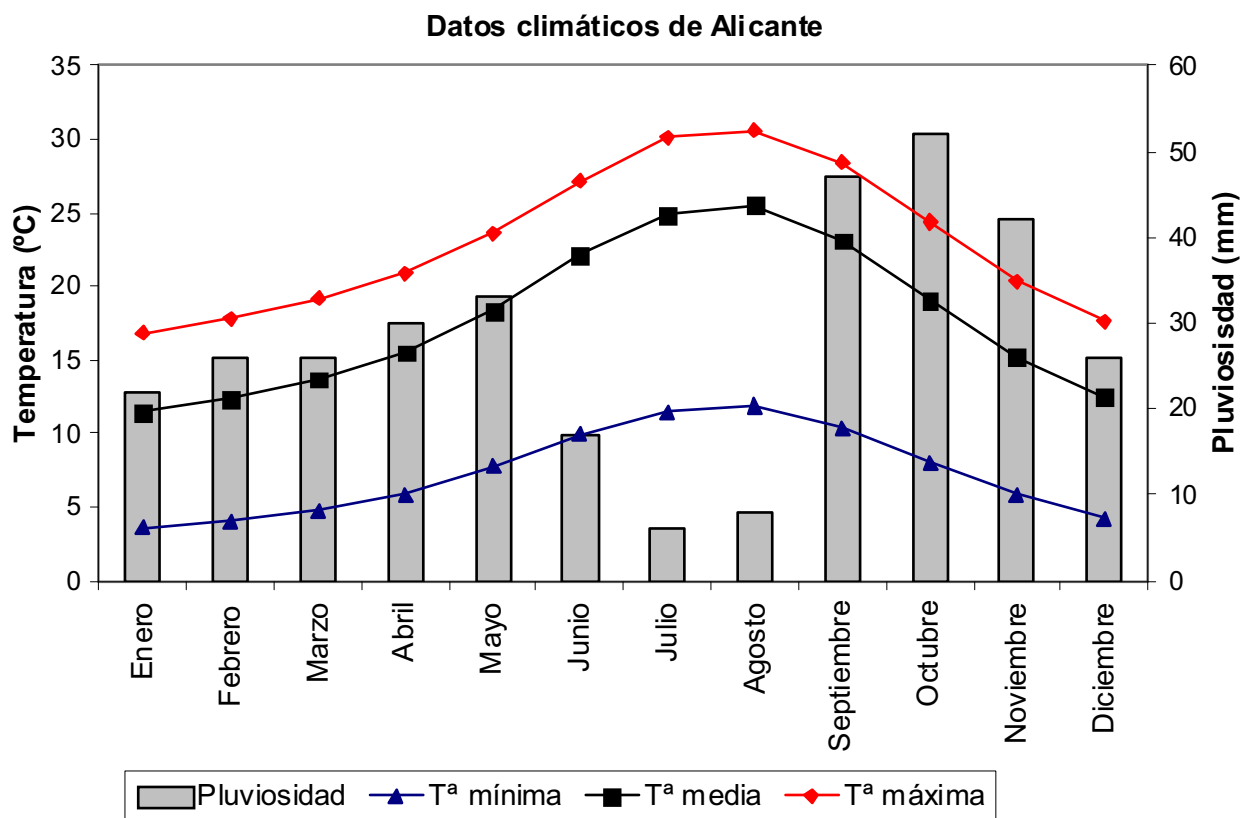


Fig. 1.10. Gráfico de las condiciones meteorológicas de Alicante. Fuente: Gráfico realizado con los datos históricos de la Agencia Estatal de Meteorología de 1971-2000

Además de la temperatura y la pluviosidad, otro factor determinante del clima es el fotoperiodo, es decir, el número de horas de luz. El día más corto del año es el 21 de diciembre, momento en que las horas de luz son las mínimas. A partir de este momento, la luz se irá aumentando, hasta el 21 de junio, día más largo del año, y por lo tanto con mayor número de horas de luz; para luego disminuir de nuevo hasta el 21 de diciembre.

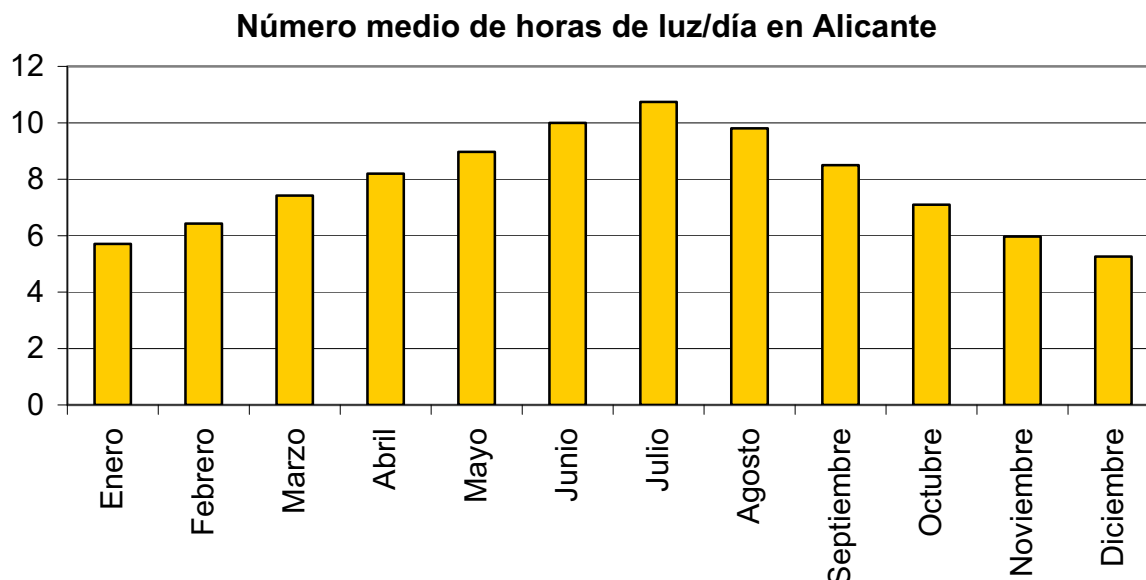


Fig. 1.11. Gráfico de las horas de luz (fotoperido) en Alicante. Fuente: Gráfico realizado con los datos históricos de la Agencia Estatal de Meteorología de 1971-2000

Como se puede ver, en Alicante, el mínimo de horas de luz, se produce en el mes de diciembre con, aproximadamente, 5 horas de luz, y el máximo, corresponde a julio, con casi 11 horas de luz (Fig. 1.11).

El fotoperiodo es uno de los dos factores que determinan la estacionalidad de muchas actividades fisiológicas de organismos marinos; el otro es la temperatura del agua de mar. Esta fluctúa a lo largo del año siguiendo el mismo patrón que la temperatura ambiental. En la Fig. 1.12 se representa la temperatura superficial del mar desde 1996 hasta 2006.

Los meses de enero y febrero son los más fríos, con una temperatura por debajo de los 16° C, a finales de febrero y principios de marzo la temperatura comienza a subir progresivamente hasta alcanzar su máximo en agosto, alcanzando casi los 22° C. A partir de septiembre la temperatura desciende de nuevo hasta alcanzar su mínimo en enero-febrero.

Temperatura superficial del Mar Mediterráneo tomada en Andalucía

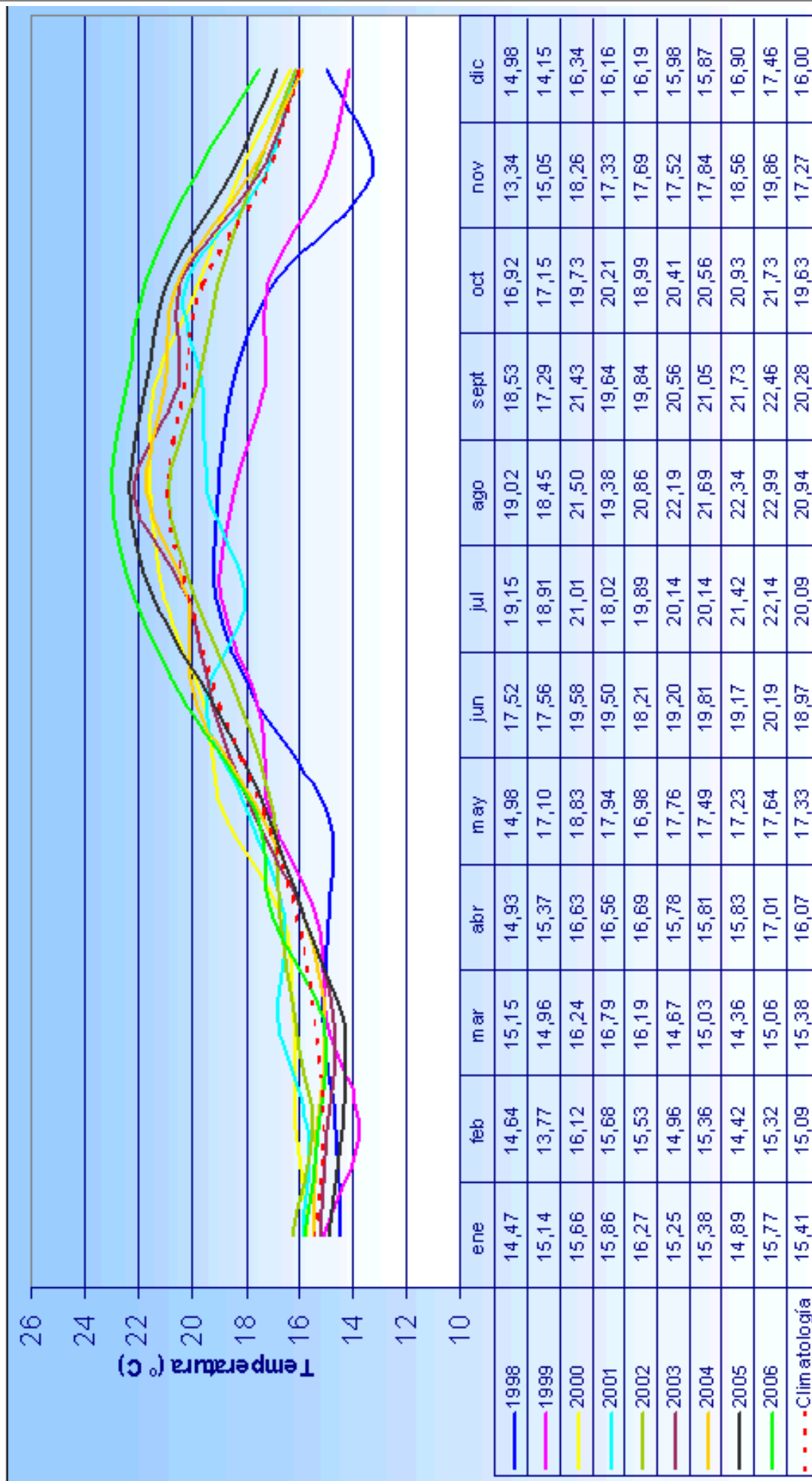


Fig. 1.12. Representación gráfica de la serie mensual de climatologías (promedio de la Temperatura Superficial del Mar de cada mes de la serie temporal 1998-2006) y la media mensual de la Temperatura Superficial del Mar para cada año. Fuente: Red de información de Andalucía. Consejería de Medio Ambiente, 2008.

1.5 *Ostrea edulis*

1.5.1 Clasificación

Ostrea edulis (Linnaeus, 1758), denominada ostra común, ostra plana, por su morfología, u ostra europea, por su localización, taxonómicamente se enmarca en:

Reino *Animalia*

Filum *Mollusca*

Clase *Bivalvia*

Subclase *Pteriomorphia*

Orden *Ostreoida*

Suborden *Ostreina*

Superfamilia *Ostreoidea*

Familia *Ostreidae*

1.5.2 Características morfológicas

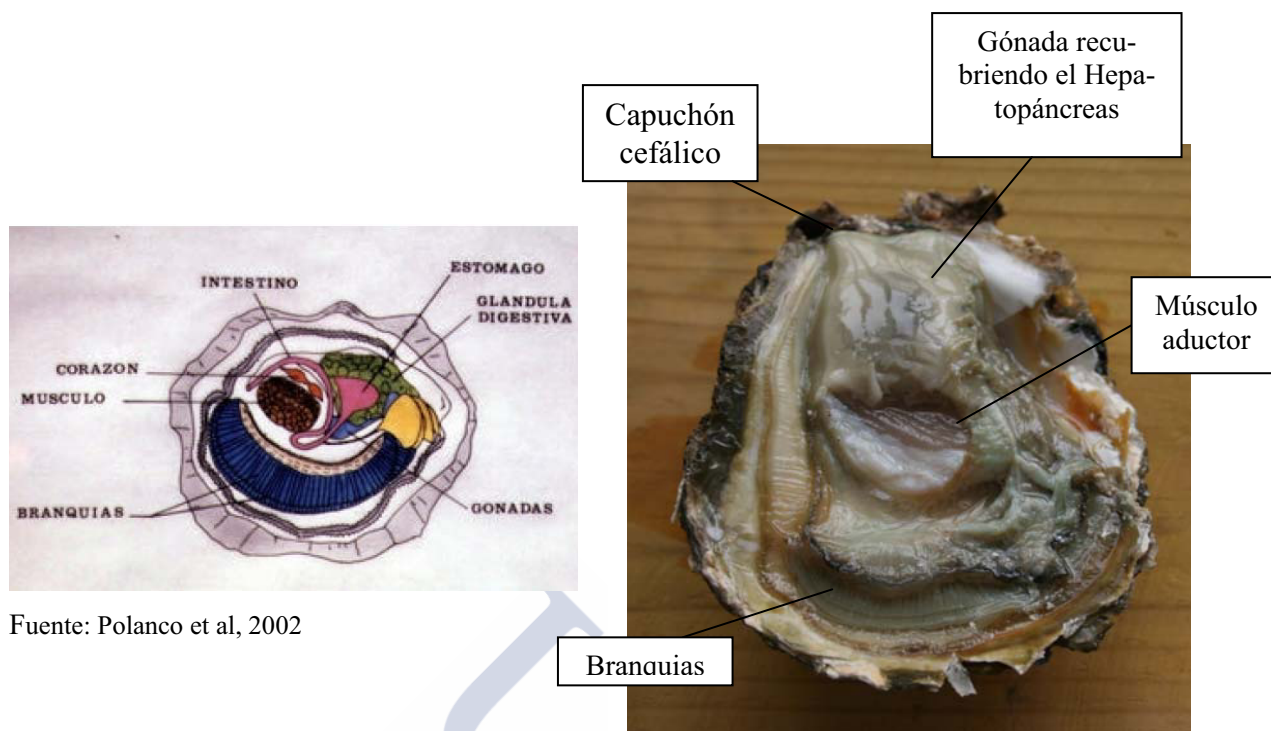
O. edulis es un molusco bivalvo de forma más o menos redondeada, con una concha de superficie escamosa, constituida por dos valvas calcáreas desiguales, la izquierda, cóncava, se fija al sustrato, y la derecha es plana (Fao, 2010). Ambas valvas se articulan entre si en la región dorsal mediante una charnela sin dientes. Un ligamento elástico mantiene las valvas juntas en su parte más estrecha, mientras que un gran músculo central las cierra (FAO, 2010). El color de la concha entra dentro de las gamas de blanco y crema, variando según la región de crecimiento. Suelen presentar fauna epífita asociada (Fig. 1.13).



Fig. 1.13. Fotografías, exteriores e interiores, de las dos valvas de una *Ostrea edulis*.

Justo por debajo de la concha se sitúa el manto, constituido por tejido conjuntivo y responsable de la formación de la misma. El manto tiene dos lóbulos que se sueldan en la región anterodorsal para dar el capuchón cefálico, que recubre la boca y los palpos labiales. Entre los dos lóbulos se forma la cavidad paleal, dividida en dos por las branquias, una ventral o inhalante y otra dorsal o exhalante. Las branquias presentan cilios microscópicos, cuyos movimientos permiten la nutrición (Polanco et al, 2002).

Internamente al manto, en la región anterior, se sitúa la gónada (Fig. 1.14).



Fuente: Polanco et al, 2002

Fig. 1.14. Esquema y fotografía de la anatomía de *Ostrea edulis*.

Antes del primer desarrollo, la gónada consiste en una serie de canales tubulares, llamados canales gonadales que se extienden en el tejido conjuntivo, entre la epidermis y el digestivo (Cole, 1942). El tejido conjuntivo está compuesto por células de almacenamiento de reservas energéticas, y tiene numerosos canales hemolinfáticos (Franco et al, 2008).

Los gametos maduros se expulsan a través de un único gonoducto mediante el movimiento ciliar de las células que lo tapizan (Polanco et al, 2002)

Por debajo de la gónada se localiza el hepatopáncreas o glándula digestiva. El sistema digestivo está constituido por un orificio bucal con dos pares de palpos, un corto esófago, un estómago con un estilete cristalino, un hepatopáncreas constituido por una masa de divertículos digestivos y un orificio anal (Polanco et al, 2002).

1.5.3 Biología

Ostrea edulis es hermafrodita simultáneo, tiene potencialidad para producir gametos masculinos y femeninos, los cuales no maduran simultáneamente (Polanco y col, 2002). Esta potencialidad para producir gametos masculinos y femeninos la maneja con una sexualidad consecutiva rítmica (Coe, 1943b), es decir, desarrollan y maduran la fase macho y hembra varias veces a lo largo de su vida, es decir, cambian de sexo.

El primer sexo en desarrollarse en la gónada primaria es el macho, con lo que la primera puesta siempre es como macho, aunque en la gónada existan células de la serie hembra inmaduras (Orton, 1933). Esto define a *Ostrea edulis* como organismo de reproducción consecutiva rítmica protándrica (Coe, 1943b)

En otras especies del mismo género, como *Ostrea chilensis*, ocurre lo mismo, es decir, tienen una sexualidad consecutiva rítmica protándrica (Chaparro et al., 2008), pero no presentan tejido femenino hasta que los individuos no alcanzan los 3,5 cm. (Saavedra, 2002).

Una vez maduros los gametos se expulsan a la cámara branquial, donde son fecundados (Hopkins, 1936). En esta cámara se desarrollan los individuos jóvenes hasta la etapa de larva veliger, es decir, *O. edulis*, al igual que *O. equeslis* y *O. lurida*, es vivípara. Sin embargo, no todos los ostreidos lo son, otras especies de ostra, como *C. virginica* o *C. gigas* son ovíparas (Fig.1.15).

Grupo/especie	Tipo de reproducción	Fecundidad (millones)
<i>C. gigas</i>	Ovípara	50+
<i>C. virginica</i>	Ovípara	50+
<i>C. rhizophorae</i>	Ovípara	7 - 12
<i>O. edulis</i>	Larvípara	1 - 3
<i>T. lutaria</i>	Larvípara	0,02 - 0,05

Fig. 1.15. Tabla de los tipos de reproducción y fecundidad de distintas especies de la familia *Ostreidae*. Fuente: FAO.

Las ostras liberan espermatozoides y ovocitos a la cámara a través de los gonoporos. Para la puesta de la hembra, y sólo para esta, se coordinan los márgenes del manto, las branquias y el músculo aductor; los huevos son retenidos y los espermatozoides liberados para evitar la autofecundación (Ó Foighil y Taylor, 2000) (Fig. 1.16).

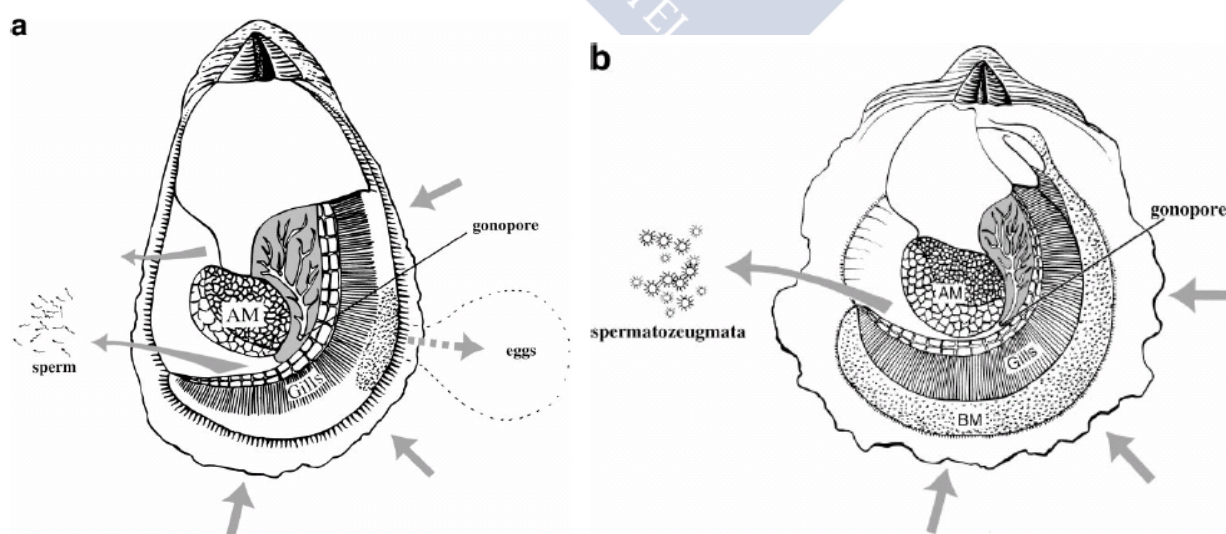


Fig. 1.16. a. Esquema de una ostra ovípara. b. Esquema de una ostra vivípara. Fuente: Ó Foighil and Taylor, 2000

La ovulación detrás de las branquias es un patrón fijado en ostreidos, sólo el paso final de expulsión o retención de huevos en la cavidad del manto varía (ovíparos o vivíparos), estando fijado en el género *Ostrea* como vivípara (Ó Foighil y Taylor, 2000) (Fig. 1.17).

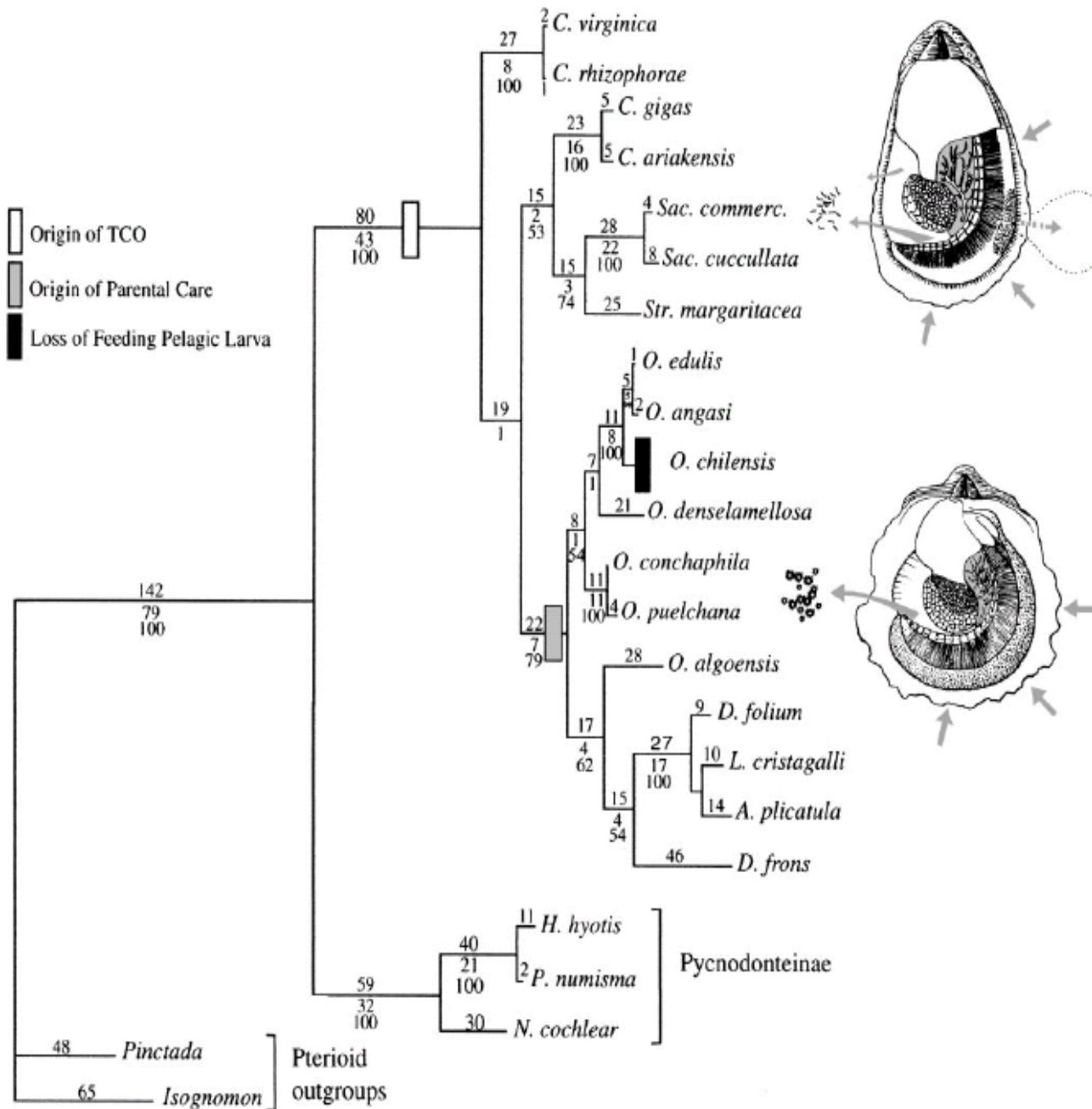


Fig. 1.17. Comportamiento ovíparo o vivíparo de las ostras. Fuente: Ó Foighil and Taylor, 2000.

Las larvas de *Ostrea edulis* son lecitotróficas (Gallardo, 1987; Gallardo, 1989; Kasyanov, 2001), es decir, en su desarrollo se alimentan de sus propias resevas.

1.5.4 Ciclo vital

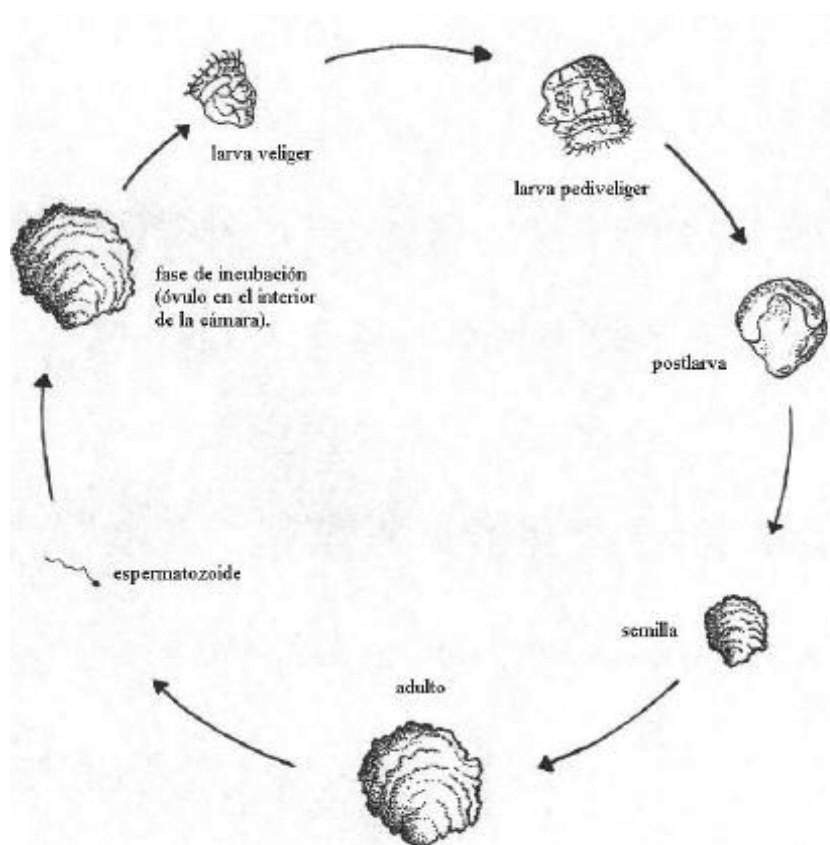


Fig. 1.18. Esquema del ciclo vital de *Ostrea edulis*. Fuente: Polanco y col, 2002.

El ciclo vital de un animal (Fig. 1.18) está compuesto por el ciclo reproductor y el crecimiento somático, acompañado de una variación en la cantidad de reservas:

a. El ciclo reproductor de *O. edulis* va desde un período de reposo (período de mínima o total inactividad gonadal) a otro; el periodo de reposo siempre se da en condiciones desfavorables, generalmente en invierno, con bajas temperaturas, fotoperíodo corto y escaso alimento. En él se detiene la reproducción, y únicamente se llevan a cabo procesos de mantenimiento de la gónada; se incrementa el tejido conjuntivo y sólo hay unas cuantas células indiferenciadas o gonias (Loosanoff, 1962). Está descrito en la bibliografía que las temperaturas excesivamente altas también pueden limitar la actividad gonadal, y por lo tanto inducir la entrada en reposo. En *C. virginica*, las puestas de los machos se incrementan con el ascenso de temperatura hasta un máximo, a partir del cual empiezan a descender (Galtsoof, 1938). En 1982 y 1983, en Sydney, *Anadara trapezia*, *Anomia descriptasa* y *Venerupis cremata* tuvieron menos actividad reproductora coincidiendo con un aumento en la temperatura (Hadfield and Anderson, 1988). En la misma época hay datos de que *Crassostrea commercialis* no puso (Hadfield and Anderson, 1988). Por último, *Argopecten irradians*, ante temperaturas muy altas (30° C) no pone (Sastry, 1963).

A continuación del periodo de reposo, le sigue la restauración, en la cual se reinicia la gametogénesis. En los casos en que el período de reposo es en invierno, el reinicio de la gametogénesis será en primavera, más o menos rápida según las condiciones ambientales y la región donde se desarrollen.

Por ejemplo, en Irlanda, *Ostrea edulis* inicia la gametogénesis cuando la temperatura alcanza los 7° C (Wilson y Simmons, 1985). En Maine, se inicia a partir de los 4° C (Loosanoff, 1962); y en Galicia a los 13° C (Ruíz et al., 1992).

En primavera, verano y otoño, según el área geográfica, se producen las puestas. A finales de otoño, principios de invierno se produce una reabsorción, incrementándose el número de fagocitos (Loosanoff, 1962), y la gametogénesis se detiene.

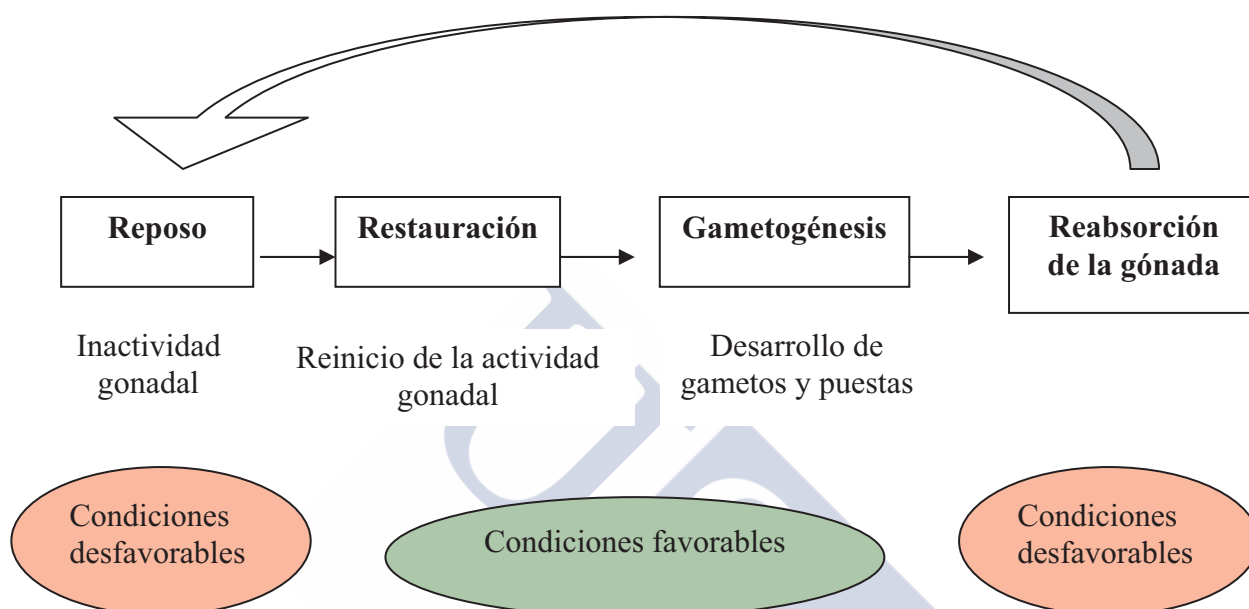


Fig. 1.19. Esquema general de un ciclo reproductor (Fabioux, 2005; Galtsoof, 1938; Saavedra, 2002)

El ciclo reproductor (Fig. 1.19), generalmente es estacional, y depende de las condiciones ambientales de cada región. En áreas con estaciones muy marcadas, el ciclo reproductor también será muy marcado, con un reposo que coincidirá con las condiciones desfavorables del medio. En cambio, en regiones tropicales, con ausencia de estacionalidad, el ciclo reproductor puede ser prácticamente continuo, sin reposo, ya que nunca hay condiciones desfavorables; es el caso de *Pinctada margaritifera*, u ostra perlífera, que tiene puestas durante todo el año (Pouvreau et al, 2000b).

b. El crecimiento somático es, generalmente mayor, en los individuos más jóvenes. *Ostrea chilensis*, en su primer año, consume la mayor parte de la energía disponible en el crecimiento (Gleisner, 1981). Además es dependiente de los factores ambientales (Cardoso y col, 2007). La fase de crecimiento de *O. chilensis* depende de la temperatura del agua, sincronizando los ritmos estacionales; así, en invierno, utiliza la energía disponible para el mantenimiento de la gónada y el crecimiento (Saavedra, 2002). *Ostrea edulis*, en Maine, durante el invierno incrementa el tejido conjuntivo (Loosanoff, 1962).

Asímismo, el crecimiento puede verse reducido por la competencia, intra o interespecífica por el alimento o el espacio, la temperatura, la salinidad, la concentración de oxígeno, etc (Toro, 1991).

c. Para llevar a cabo con éxito el ciclo reproductivo y el crecimiento somático, así como las actividades básicas de mantenimiento, es imprescindible disponer de la energía necesaria, ya sea en forma de alimento o de **reservas**.

Respecto a esto, según (Bayne, 1980) hay dos estrategias:

- **Estrategia conservacionista:** La energía necesaria para la reproducción se extrae de las reservas, por eso, después de la puesta y antes de una nueva gametogénesis, necesitan almacenar reservas, limitando el inicio de una nueva fase (Sastry, 1979). En estos animales, las bajas temperaturas, posteriores a la puesta, son más favorables, ya que favorecen la acumulación de energía, por eso estimulan el inicio de la gametogénesis; sin embargo, la alta temperatura estimula el final de la gametogénesis (Martínez et al, 2000). Posiblemente por esta razón, en algunas especies, y en algunos momentos, únicamente el incremento de temperatura, no es suficiente para acelerar la gametogénesis.

Un ejemplo de esta estrategia es *C. gigas*, la cual, durante el otoño- invierno acumula nutrientes, y en primavera- verano, cuando tiene la energía suficiente, lleva a cabo la producción de gametos (Chávez- Villalba et al, 2007).

- **Estrategia oportunista:** La energía necesaria para la reproducción se puede extraer directamente del alimento disponible en el medio. Esto permite que, después de una puesta, si hay suficiente alimento, y las condiciones ambientales son favorables, se pueda iniciar inmediatamente una nueva gametogénesis. Es decir, siempre que haya alimento, y las condiciones ambientales sean favorables, los ciclos gametogénicos se pueden suceder sin pausa. En este caso, la baja temperatura, se prevé, que no estimulará el inicio de la gametogénesis, ya que no es preciso el previo almacenaje de reservas. Además, estas especies con estrategia oportunista, pueden usar las reservas para obtener energía para la reproducción. Esta es la estrategia seguida por *Ostrea edulis*.

1.5.5 Cultivo de *Ostrea edulis*

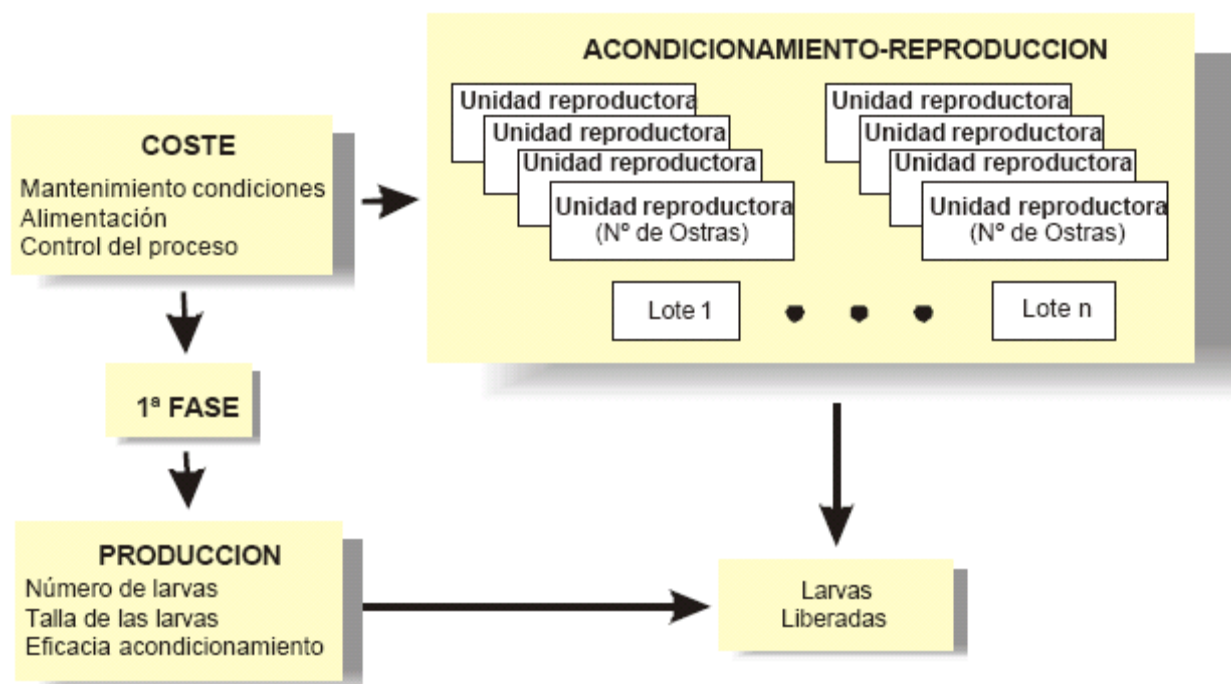


Fig. 1.20. Esquema del sistema productor de *O. edulis*, fase de acondicionamiento de reproductores. Fuente: Polanco et al, 2002.

Para el cultivo de cualquier molusco (Fig. 1.20) es importante una eficiente producción de larvas que asegure un continuo suministro de juveniles. El problema con que los productores se encuentran en *Ostrea edulis* es el cambio de sexo que acabamos de citar. Para la obtención de puestas hay

que comprobar que la sex-ratio, número de machos en relación al de hembras, de cada tanque sea la correcta. En el caso de la ostra es muy difícil ya que los machos pueden pasar a hembras y las hembras a machos; se conocen casos en que las ostras reproductoras de una empresa del sector cambiaron todas a hembras. Por eso es muy importante conocer cuándo, cómo y por qué se produce el cambio de sexo.

Hay diversas teorías para el cambio de sexo en moluscos, que implican factores internos. Saavedra, en el 2002 lleva a cabo un estudio con *Ostrea chilensis* donde establece que el tejido femenino no se desarrolla hasta que los animales alcanzan los 3,5 cm. Es decir, el cambio de sexo protándrico, de macho a hembra, dependería del tamaño del animal, pero este, al mismo tiempo depende de las condiciones ambientales que favorezcan más o menos el crecimiento.

De ahí se desprende la teoría más extendida de que los cambios de sexo están determinados por las condiciones ambientales, es decir, el ciclo reproductor natural está dirigido por las distintas condiciones de las estaciones.

Ostrea edulis posee una marcada estacionalidad, siendo más marcada en regiones con un invierno y un verano más rigurosos. En invierno la actividad reproductora es mínima, en primavera se inicia la gametogénesis. El desove tiene lugar entre los meses de junio y julio, habiendo además una puesta bastante abundante en otoño (FAO, 2010). Los machos, en regiones con un invierno no demasiado riguroso, pueden poner prácticamente durante todo el año.

Sin embargo, este periodo de puesta varía según el área geográfica en que nos encontremos, es decir, ostras de distintas regiones dieron lugar a distintas razas fisiológicas, y requieren distintos factores ambientales para desarrollarse (Loosanoff, 1962). *O. edulis*, en España desova a 12-13° C, en Francia a 14-16° C (FAO, 2010) y en Ballinakill Harbour, Irlanda entre 12 y 14° C (Wilson, 1985). En relación a esto, cuando se hable de frío se referirá a temperaturas similares a las del invierno de la región a tratar, en caso de áreas con estacionalidad, o en el caso de regiones sin estacionalidad, a temperaturas por debajo de la temperatura crítica (temperatura por debajo de la cual la gametogénesis se ralentiza). Y cuando se hable de calor, a temperaturas similares a las de primavera-verano.

Con esto se puede deducir que los factores ambientales tienen un gran efecto sobre el ciclo reproductor de *Ostrea edulis*. El alimento determina qué actividades va a llevar a cabo el animal y en qué medida. La temperatura condiciona la actividad metabólica. Y el fotoperiodo es un reloj biológico para todas las especies, excepto las abisales. (Lubet et al, 1981).

Sin embargo, hay que establecer cómo estos factores actúan, en que puntos y si actúan acoplados o desacoplados.

Está claro que los factores ambientales que se barajan como determinantes del ciclo reproductor en moluscos son, principalmente:

- Alimento disponible,
- Temperatura del agua y
- Fotoperiodo

La mayoría de los autores se limita a la influencia de los distintos factores sobre el desarrollo de la gametogénesis y la presencia o ausencia de puesta hembra.

La disponibilidad de alimento, y su calidad, determina viabilidad de los ovocitos y la supervivencia de las larvas. El preacondicionamiento, en bivalvos, con dietas de alta calidad de alimento, incrementa las reservas necesarias para el estadio de vitelogénesis (Utting y Millican, 1997).

En el berberecho (*Cerastoderma edule*), el ciclo reproductivo está, en gran medida, determinado por las condiciones de alimentación. De tal forma que la gametogénesis en invierno se desarrollará si durante el verano anterior la reposición de las reservas de glucógeno ha sido suficiente (Navarro et al, 1989).

Pouvreau et al (2000b), afirman que la maduración de los gametos y la puesta, en bivalvos, es controlada principalmente por la temperatura del agua y el aporte nutricional, y secundariamente por la salinidad y el fotoperiodo. Es decir clasifica los tres factores y añade la salinidad. Más específicamente, Delaporte (2006), vio que en *Crassostrea gigas* la disponibilidad de alimento, junto a la temperatura, es un factor ambiental crítico para la gametogénesis.

Apoyando estos resultados, *Ostrea chilensis*, al igual que *O. edulis*, presenta una alta estacionalidad, con un lento desarrollo en invierno y máximo desarrollo, con puesta, en primavera-verano. Este animal sufre una alternancia de sexos por fluctuación de la temperatura del agua y el alimento disponible (Saavedra, 2000).

Hay otros autores que concuerdan en la importancia de la temperatura del agua; sin embargo, afirman que este factor actúa simultáneamente con el fotoperiodo. Entre ellos destaca Fabioux (2005), que, en *Crassostrea gigas*, estudió el efecto del fotoperiodo y la temperatura sobre el ciclo reproductor, y vio que estos dos factores actúan conjuntamente. Unas condiciones de invierno (bajas temperaturas y fotoperiodo corto) ralentizan el desarrollo gonadal, mientras que unas condiciones de verano (altas temperaturas y fotoperiodo largo) aceleran el desarrollo. Por otro lado, al someter a *C. gigas*, durante el otoño a 17,5° C y 16 horas de luz se obtuvieron un 42% de individuos con ovocitos maduros en octubre, 56% en noviembre y 96% en diciembre, mientras que en el medio natural (8,5° C y 8 horas de luz) en diciembre sólo el 8% de los individuos tenían ovocitos maduros (Chávez-Villalba et al, 2002).

Por último, hay autores que afirman que el principal factor determinante de la reproducción en moluscos es la temperatura del agua. Hopkins, 1936, con sus trabajos, afirmó que hay una temperatura mínima o crítica que hace que la puesta hembra no ocurra, y esta temperatura mínima varía con las especies y la localización geográfica. Pouvreau y col, 2000, en sus estudios de la ostra perlífera tropical (*Pinctada margaritifera*) vieron que unas temperaturas por encima del nivel crítico permiten puestas durante todo el año. En Sonora, México, el aumento de temperatura del agua hasta 23° C induce, en *C. gigas*, a los ovocitos a pasar rápidamente del inicio de la gametogénesis a la fase de crecimiento y maduración (Chávez et al, 2007). Así mismo, en el Norte del Golfo de México, *Crassostrea virginica*, muestra una alta dependencia de la temperatura del mar. El desarrollo gonadal empieza cuando la temperatura alcanza los 20° C (Hayes y Menzel, 1981).

Respecto a la teoría de que la temperatura es la que determina la reproducción de moluscos, hay que tener en cuenta que, además de necesitar una temperatura mínima o crítica para el desarrollo gonadal, un cambio de temperatura puede desencadenar la puesta. La población de ostras jóvenes de *C. virginica*, en el norte del Golfo de México, pueden poner en otoño como respuesta a un posible cambio de temperatura (Hayes et al, 1981). Nelson (1928), observó que *Ostrea virginica* ponía cuando el agua alcanzaba una temperatura de 20° C. Pero para que se produjeran puestas posteriores era necesario que la temperatura se incrementara aproximadamente 2° C. Otros ejemplos de moluscos no ostreidos, pueden ser *Aequipecten irradians*, que si se recogen en invierno (14° C) y se someten a 23 +/- 1°C madura a los 26 días y pone (Sastry, 1963). En *O. virginica*, para obtener puestas, se acondicionan en agua templada (25-27 °C) (Galtsoff, 1938).

Sin embargo, hay estudios que afirman que tiene que ser la combinación de varios factores la que controle la reproducción en moluscos. En *O. virginica*, el 50% de los machos no respondió al único

estimulo de la subida de la temperatura del agua, y sólo un porcentaje de hembras respondió a la subida de temperatura (Galtsoff, 1938).

Maneiro (2008) en su Tesis Doctoral, vio que la temperatura alta (18°C) favorece el desarrollo gonadal, acelerándolo, en *O. edulis*. Este mismo efecto lo producía el fotoperiodo largo (16 horas), actuando a su vez de homogenizador de la puesta. Sin embargo, no se detectó una interacción significativa entre estos dos factores.

En conclusión, se demostró, en diferentes especies de moluscos, que los tres factores mencionados anteriormente (alimento, temperatura y fotoperiodo) afecta a la reproducción de estos (Fig. 1.21).

- La disponibilidad de alimento sería un factor limitante.
- La temperatura, como único factor, o en combinación con otros, puede ralentizar el desarrollo gonadal (bajas temperaturas) o acelerarlo, favoreciendo las puestas (altas temperaturas).
- El fotoperiodo, combinado con la temperatura puede ralentizar el desarrollo en condiciones de invierno (frío y fotoperiodo corto) o acelerarlo en condiciones de primavera-verano (calor y fotoperiodo largo).

Factores implicados	Alimento	Temperatura	Fotoperiodo	Autores
Especies estudiadas	Moluscos bivalvos			Utting and Millican, 1997
	Moluscos bivalvos			Pouvreau et al, 2000
	<i>C. gigas</i> , <i>Ostrea chilensis</i>			Delaporte, 2006; Saavedra, 2002
		<i>C. gigas</i>		Fabiaux, Chávez-Villalba et al, 2002
		<i>Pinctada margaritifera</i> , <i>C. gigas</i> , <i>C. virginica</i> , <i>Aequipecten irradians</i> , <i>O. virginica</i>		Hopkins, 1936; Pouvreau et al, 2000; Chávez et al, 2007; Hayes and Winston, 1981; Sastry, 1963; Galtsoff, 1938

Fig. 1.21. Tabla resumen de los estudios sobre el efecto en la reproducción del alimento, temperatura y/o fotoperio en distintas especies.

En lo que respecta al factor limitante de la disponibilidad de alimento, hay que añadir, además del requerimiento de alimento por parte de los reproductores, el de las larvas. *Venerupis crenata*, en Sydney, tiene puestas más intensas en verano y otoño, coincidiendo con la máxima concentración de fitoplancton (Hadfield y Anderson, 2006). *Anomia descripta* tiene su máxima puesta en otoño, coincidiendo con el máximo pico de fitoplancton (Hadfield y Anderson, 2006). En México, *C. gigas*

presenta el máximo de maduración coincidiendo con la máxima concentración de clorofila a (marcador de fitoplancton) en el medio (Chávez-Villalba et al, 2007).

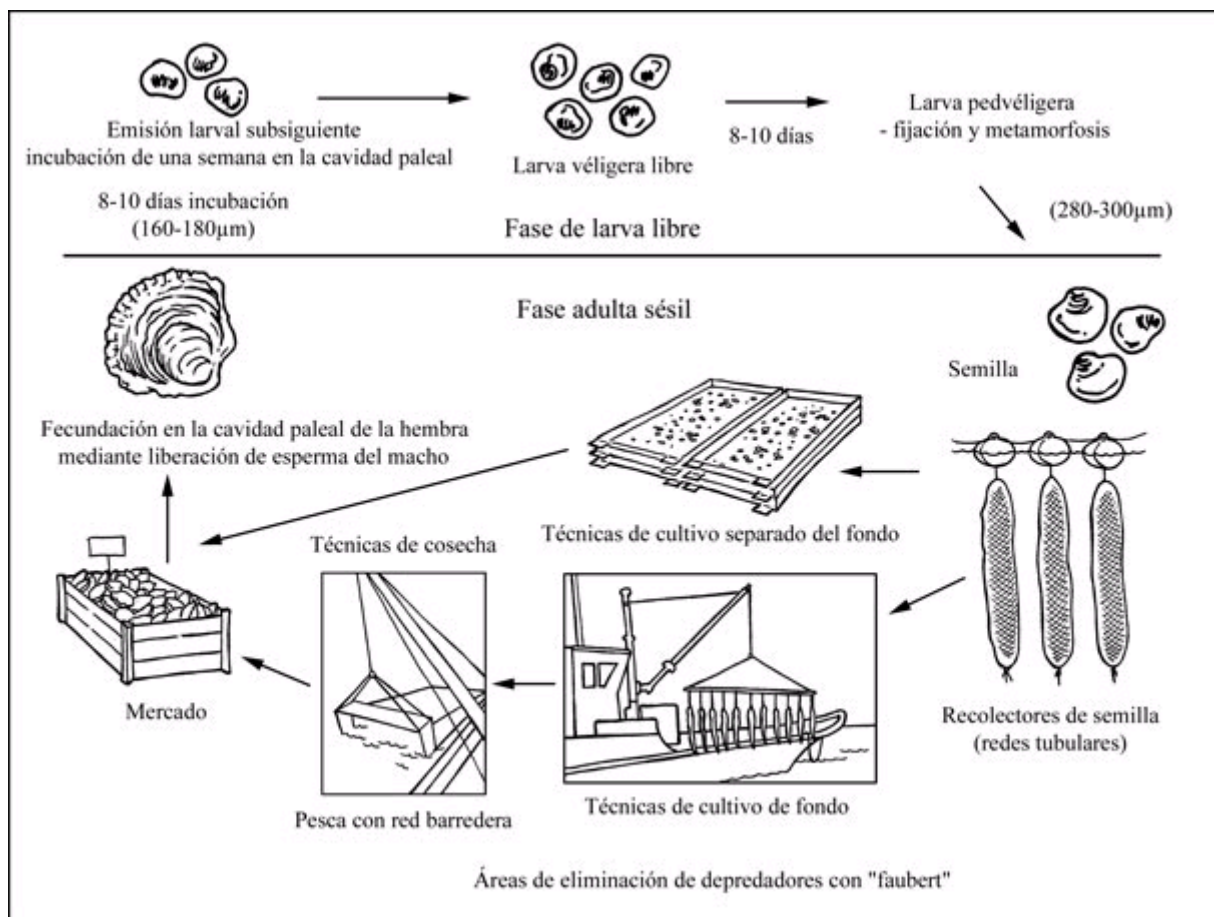


Fig. 1.22. Esquema del ciclo de cultivo de *Ostrea edulis*. Fuente: FAO, 2010.

Una vez obtenida la semilla, sea cual sea su origen, se procede al engorde. Para ello se utilizan dos tipos principales de técnicas de producción para *Ostrea edulis*: sobre el fondo y alejadas del fondo (Poza, 1995):

- **Sobre el fondo:** Consiste en utilizar los fondos marinos como soporte del cultivo. Los fondos pueden ser emergentes o sumergidos. En ostra es posible cuando los fondos son duros. El tamaño común de siembra, la cual es generalmente en mayo-junio, es 1 cm y alrededor de 1 año de edad (FAO, 2010). Tienen la desventaja del impacto de los depredadores (Poza, 1995). Las prácticas tradicionales de manejo incluyen el uso de redes de algodón para recolectar estrellas de mar depredadoras, y marcos de acero con dientes, que se arrastran dragando sobre los terrenos de la concesión. El cultivo en aguas profundas maximiza la tasa de crecimiento, dado que la enfermedad por *Bonamia* reduce drásticamente la tasa de sobrevivencia de las ostras de 3-4 años de edad. Así, las ostras de 2 años de edad (60-80 g) se cosechan por dragado antes que ocurra la mortalidad inducida por la enfermedad. A pesar de esta cosecha temprana, las tasas de sobrevivencia permanecen bajas, alrededor de 5 por ciento después de un ciclo de crianza de 3 años (FAO, 2010).
- **Alejadas del fondo:** Se utilizan diversas estructuras para evitar el contacto de los moluscos con un fondo poco apropiado o para evitar el acceso de los depredadores (Poza, 1995). Las ostras

pueden depositarse en bandejas o balsas flotantes, longlines, cuerdas suspendidas, linternas o cestas plásticas colgadas desde las balsas, caballetes intermareales y bolsas de ostras. En España y, concretamente en Santa Pola, se usan balsas flotantes para el cultivo de ostra, como aquellas usadas también para cultivo de mejillón. Consiste en fijar, manualmente, las ostras de 5 cm. a cuerdas con cemento, estas cuerdas se cuegan desde las balsas, limpiándolas periódicamente y raleándolas a medida que crecen (FAO, 2010)

1.5.6 Distribución geográfica y limitaciones en la producción de *Ostrea edulis*

Ostrea edulis se distribuye, naturalmente, a lo largo de la costa oeste de Europa, desde Noruega a Marruecos, abarcando el Atlántico noroeste y el Mediterráneo. También se puede encontrar, por introducción intencionada, en el este de Norte América, desde Maine a Rhode Island (FAO, 2010).

Cada región geográfica posee sus propias condiciones ambientales, lo que redefine el ciclo natural de la ostra.

Los principales países productores de *O. edulis* son los siguientes:

América	África	Europa
Estados Unidos	Marruecos	Noruega
		Países Bajos
		Reino Unido
	Sudáfrica	Irlanda
		Francia
		España
		Croacia
		Bosnia Herzegovina
		Grecia

Fig. 1.23. Tabla de los principales países productores de *Ostrea edulis*. Fuente: FAO, estadística pesquera, 2006)



Fig. 1.24. Mapa de los principales países productores de *Ostrea edulis*. Fuente: FAO, estadística pesquera, 2006)

Los problemas que limitan la producción de *Ostrea edulis* son:

- a. La obtención de semilla que no proceda del medio natural.

Ya existen numerosos criaderos productores de semilla de ostra, sin embargo, su producción es poco estable, debido a la alternancia cíclica de sexos.

Relacionado con la obtención de semilla en criaderos, está el problema de la supervivencia larvaria. Parece que esta está altamente relacionada con la calidad de los ovocitos, y ambas con la alimentación.

En *Crassostrea gigas* se encontraron evidencias de la relación entre el índice de condición, el total de lípidos y la viabilidad de las larvas velígeras. Esto parece indicar que la supervivencia de las larvas es altamente dependiente de la cantidad inicial de lípidos endógenos totales suministrados a los ovocitos durante la vitelogénesis. La misma relación se observó con las proteínas ovocitarias, mientras que con los carbohidratos no se vio (Massapina et al, 1999).

En cambio, el requerimiento alimenticio varía con las especies, ya que para el berberecho (*Ceratomya edule*), parece que son los carbohidratos los que determinan la gametogénesis. En invierno, esta especie tendrá desarrollo gametogénico si durante el verano anterior la reposición de glucógeno es suficiente para satisfacer los requerimientos energéticos asociados con el desarrollo gonadal (Navarro et al, 1989).

- b. Las patologías, destacando las parasitosis.

Históricamente, *Marteilia refringens* provocó una gran mortalidad en Francia entre los años 1970 y 1988. Cuando la producción se estaba recuperando, *Bonamia ostreae* produjo una nueva mortalidad. Este mismo suceso se reflejó en España, debido a la importación de semilla de ostra francesa (Polanco et al, 2002).

La Marteiliosis afecta tanto al aspecto de la concha como al cuerpo, destacando la detención del crecimiento, la despigmentación de la masa digestiva o la reducción de peso. La concha tiene un aspecto denso, sin laminilla de crecimiento (Polanco et al, 2002). Se trata de un esquizonte, observable microscópicamente en el exterior de los hemocitos del hepatopáncreas, esférico con gránulos en su interior (Perkins, 1976).

La Bonamiosis fue introducida desde California, Estados Unidos, a Francia, desde donde se extendió por toda Europa (Polanco y col, 2002). Esta parasitosis no tiene unos efectos tan visibles como la anterior, lo único que la caracteriza macroscópicamente es la presencia de una cámara de gas en el interior de la concha con mal olor cuando se rompe. Microscópicamente, el parásito aparece en el hepatopáncreas y dentro de los hemocitos. Da Silva (2005), observó una relación entre la parasitación por Bonamia y la clase sexual: en altos grados de infección la clase predominante era la femenina. En nuestro caso no se observa esta relación, ya que los casos de bonamiosis fueron muy escasos y con una afección baja.

Estos dos parásitos se encontraron en la población de estudio, pero con un impacto muy reducido.

Sin embargo, si se detectó una importante presencia del parásito *Bucephalus spp.* que usa a la ostra como huésped intermediario.

Este parásito es un trematodo dioico que tiene un molusco, en este caso la ostra, como primer hospedador intermediario; como segundo hospedador intermediario un pez y como hospedador final otro pez. Los huevos salen del hospedador definitivo, un pez carnívoro, con las heces. De estos nacen larvas móviles ciliadas (miracidios), que no se alimentan, hasta que encuentran al primer hospedador, un molusco bivalvo; entonces pierde la epidermis ciliada, transformándose en un esporocisto (Da Costa, 2008).

En *Ostrea edulis* entran como larvas, pasan a la fase de esporocisto, posteriormente a la de redia y sale como cercaria (Tennet, 1906).

Los esporocistos son sacos ovales que se presentan en forma de filamentos ramificados con dilataciones de color naranja y que poseen en su interior numerosas células germinativas que permanecen indeterminadas (Da Costa, 2008). Estas células germinales aumentan su número mediante sucesivas divisiones mitóticas y se transforman en esferas germinativas, cada una aumentando de tamaño y diferenciándose en cercarias (Da Costa, 2008). Los esporocistos invaden cavidades como vasos sanguíneos, intestino, glándula digestiva, cámaras branquiales, gonoductos y folículos gonadales (García y Magalhaes, 2008).

La cercaria tiene forma de pera y es relativamente móvil. Su longitud varía de 0,29 a 0,41 mm. En el extremo posterior se observan unas extensiones simétricas, flexibles y muy contráctiles que el parásito usa para anclarse al huésped (Samuel, 1978) ((Fig. 1.25).

La emisión de las cercarias es mediante un estímulo favorable (Da Costa, 2008).

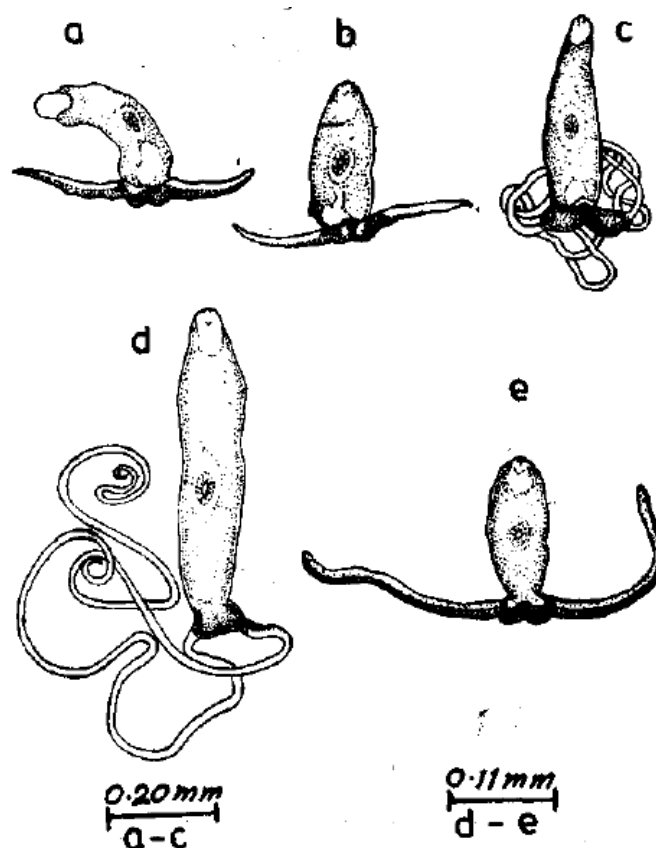


Fig. 1.25. Distintas vistas de la cercaria de *Bucephalus haimeanus*. Fuente: Samuel, 1978.

Cuando las cercarias maduran, rompen los tejidos del molusco e infestan al segundo hospedador (García et Magalhaes, 2008).

En *C. madrasensis* causa esterilidad. No se observan ni ovocitos ni espermatozoides. Sin embargo, las ostras parasitadas pesan más (Samuel, 1978).

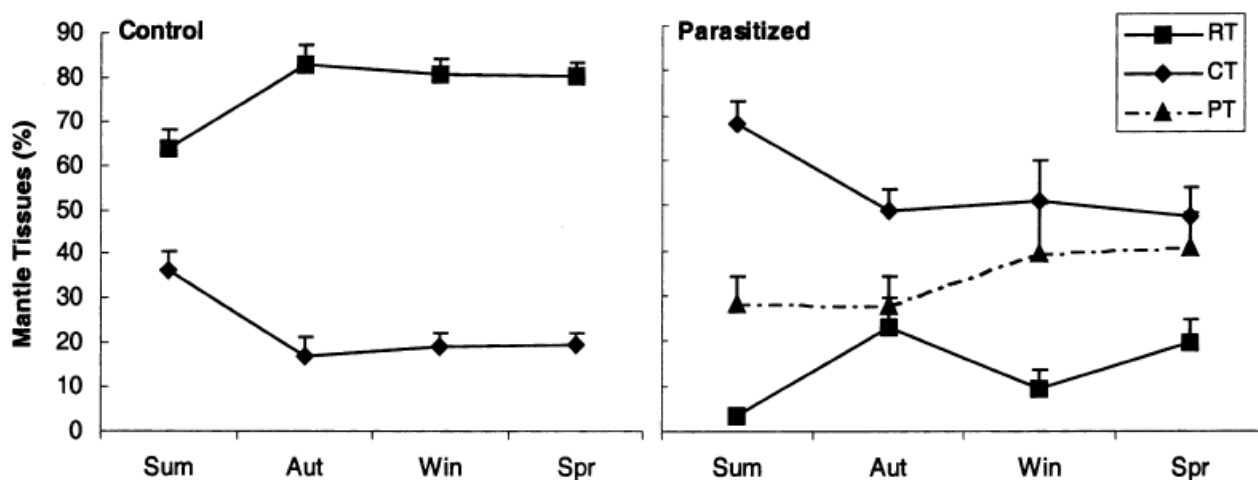


Fig. 1.26. Efecto a lo largo de las estaciones de *Bucephalus* parasitando a *Perna perna*,. Fuente: da Silva et al, 2002. RT: Tejido reproductivo, CT: Tejido conectivo, PT: Tejido del parásito.

Según los estudios de Da Silva et al (2009), en *Perna perna*, Bucephalus presentaría una cierta estacionalidad, siendo más intenso en primavera (Fig. 1.26).

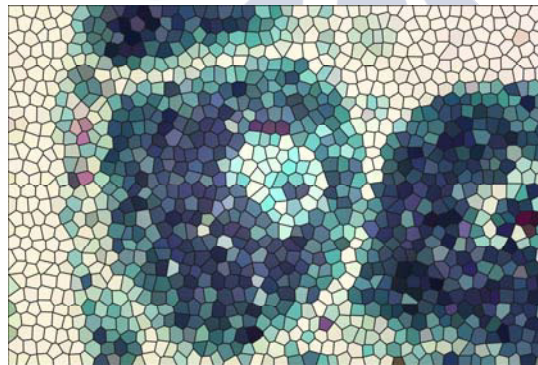
La infestación por Bucephalus reduce el tejido conjuntivo interfolicular, por desgaste nutricional, este hecho se demostró en *Perna perna* (García y Magalhaes, 2008).





CAPÍTULO 2:

OBJETIVOS

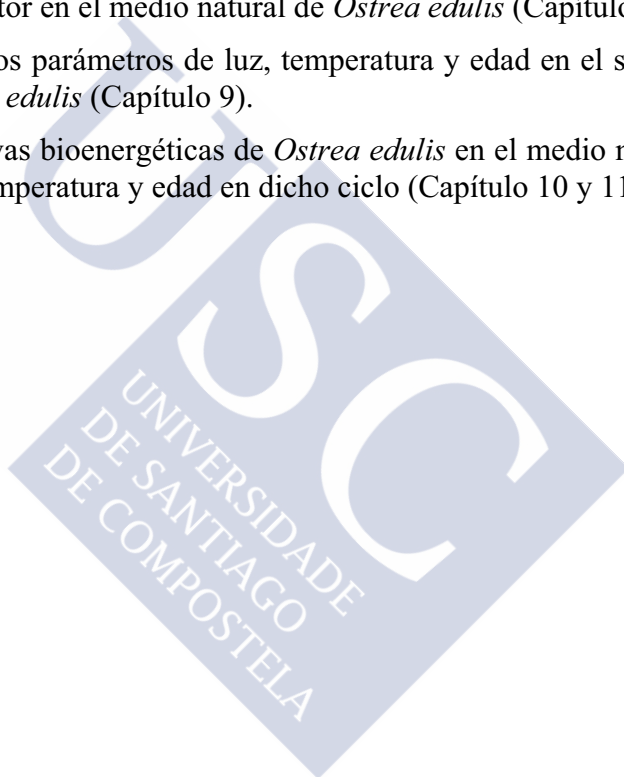




Objetivos

Los objetivos concretos que se plantean en este estudio son los que se describen a continuación, indicando, al mismo tiempo, los Capítulos en los que se abordan:

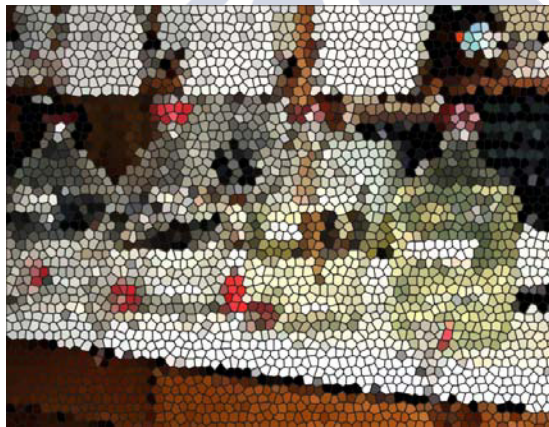
1. Describir histológicamente la gonadogénesis, es decir, el origen y desarrollo de la gónada de *Ostrea edulis* (Capítulo 4).
2. Describir histológicamente las series gametogénicas macho y hembra de *Ostrea edulis* desde el inicio de su desarrollo hasta la maduración y puesta (Capítulo 5).
3. Establecer un sistema de clasificación sexual para las variantes de la funcionalidad macho y hembra en *Ostrea edulis* (Capítulo 6).
4. Describir y predecir los cambios de sexo en *Ostrea edulis* (Capítulo 7).
5. Establecer el ciclo reproductor en el medio natural de *Ostrea edulis* (Capítulo 8).
6. Determinar los efectos de los parámetros de luz, temperatura y edad en el sexo y desarrollo de las fases sexuales en *Ostrea edulis* (Capítulo 9).
7. Establecer el ciclo de reservas bioenergéticas de *Ostrea edulis* en el medio natural y los efectos de los parámetros de luz, temperatura y edad en dicho ciclo (Capítulo 10 y 11)





CAPÍTULO 3:

MATERIAL Y MÉTODOS





3.1. Material biológico

Se analizaron 2760 ostras de la especie *Ostrea edulis*, procedentes de Santa Pola, Alicante (Mar Mediterráneo). Se eligió esta localización porque la empresa productora, Ostres de la Bahía, podía garantizar la edad exacta de las ostras suministradas.

3.1.1 Medio natural

Los muestreos se iniciaron el 12 de Noviembre del 2008 y se finalizaron el 17 de marzo del 2010, recibiendo cada 15 días.

Inicialmente estaba programado estudiar 3 clases de edad:

- **0 años:** Ostras fijadas el mes de julio de ese año (2008). Se denominó población 08.
- **1 año:** Ostras fijadas el mes de julio del año anterior (2007). Se denominó población 07.
- **2 años:** Ostras fijadas en julio dos años antes (2006). Se denominó población 06.

Sin embargo, fue preciso prescindir de la población de 2 años de edad debido al alto impacto (llegaba a valores del 80% de los animales del muestreo) del parásito *Bucephalus*, que aunque no inhibía totalmente la capacidad reproductora de las ostras, atrasaba la producción y el desarrollo gametogénico.

Inicialmente se recibían, aproximadamente, 15 individuos de cada clase de edad, sin embargo, se vio que la bucefalosis tenía una mayor presencia en los individuos de más edad, afectando muy poco o nada a los de clase 0, con lo que para reducir el efecto distorsionador del parásito, la población 07 (1 año) se incrementó a 30 individuos por muestreo.

El esquema de las ostras (Fig. 3.1) recibidas fue el siguiente:

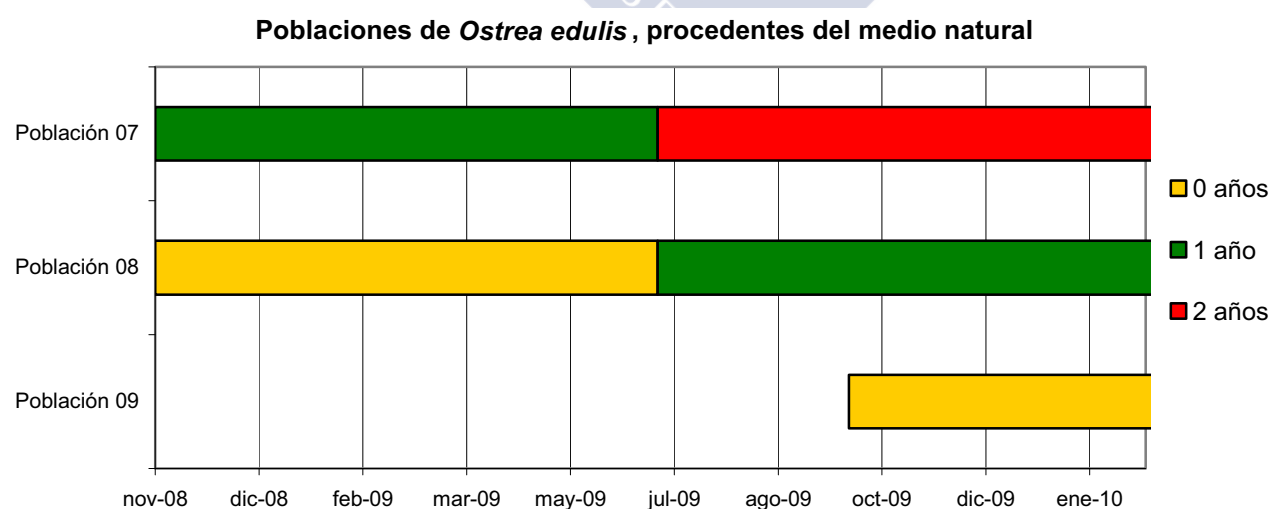


Fig. 3.1. Esquema de la muestra poblacional estudiada.

- **Población 07:** Se recibieron muestras desde el 12 de noviembre del 2008 al 12 de enero del 2010. Al inicio del estudio hasta julio, tenían 1 año de edad, y de julio hasta finales del experimento 2 años. En fase de 2 años, como ya se indicó en la introducción, el impacto de la bucefalosis fue menor, debido al cambio efectuado en los muestreos, con lo que pudimos estudiar la evolución de una población de 2 años de edad desde julio del 2009 hasta enero del 2010.
- **Población 08:** Se recibieron muestras del 12 de noviembre del 2008 al 17 de marzo del 2010. Estas ostras se fijaron en julio del 2008, con lo que tienen 0 años desde el primer muestreo hasta el mes de julio, y luego, hasta finales del muestreo, tienen 1 año.
- **Población 09:** Se recibieron muestras del 14 de octubre del 2009 hasta el 17 de marzo del 2010. Esta población se incorporó al experimento para continuar con el estudio de ostras de 0 años de edad, ya que la población 08, en julio ya tenía 1 año. En su mayoría aún no iniciaran la primera gónada.

Las ostras se enviaban desde su lugar de producción al laboratorio mediante transporte con sistema de refrigeración.

Con estas ostras se estudió el ciclo vital natural, y su variación estacional. Las condiciones estacionales (variación de temperatura; Fig. 3.2) de la región de estudio fueron las siguientes:

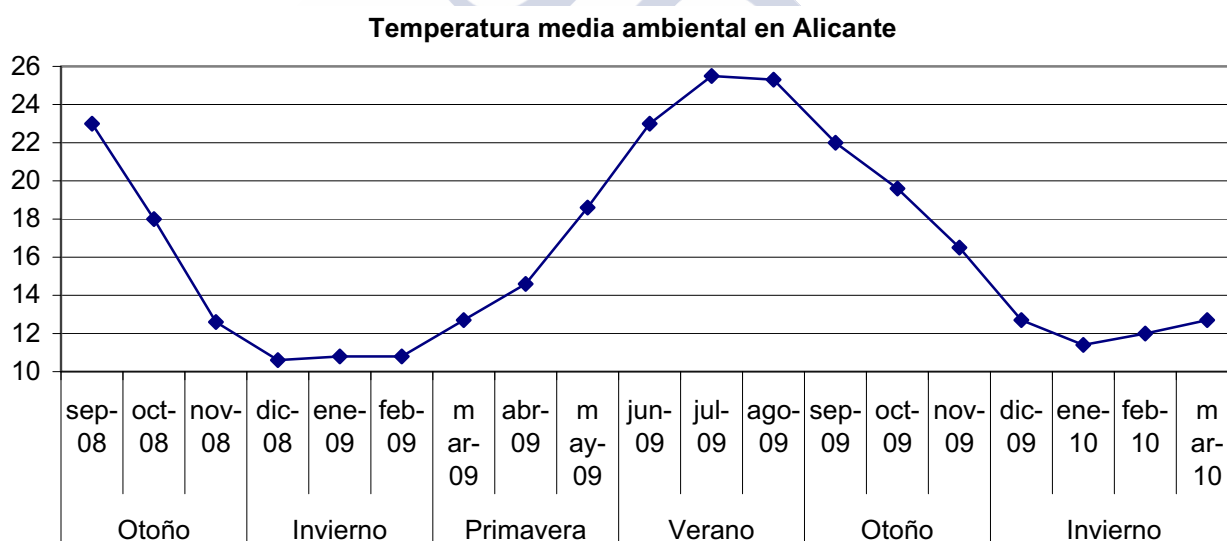


Fig. 3.2. Esquema de la temperatura media en Alicante.

Como ya se vio las variaciones de temperatura son muy marcados.

Respecto al fotoperiodo (Fig. 3.3), las máximas horas de luz se producen a finales de primavera y verano.

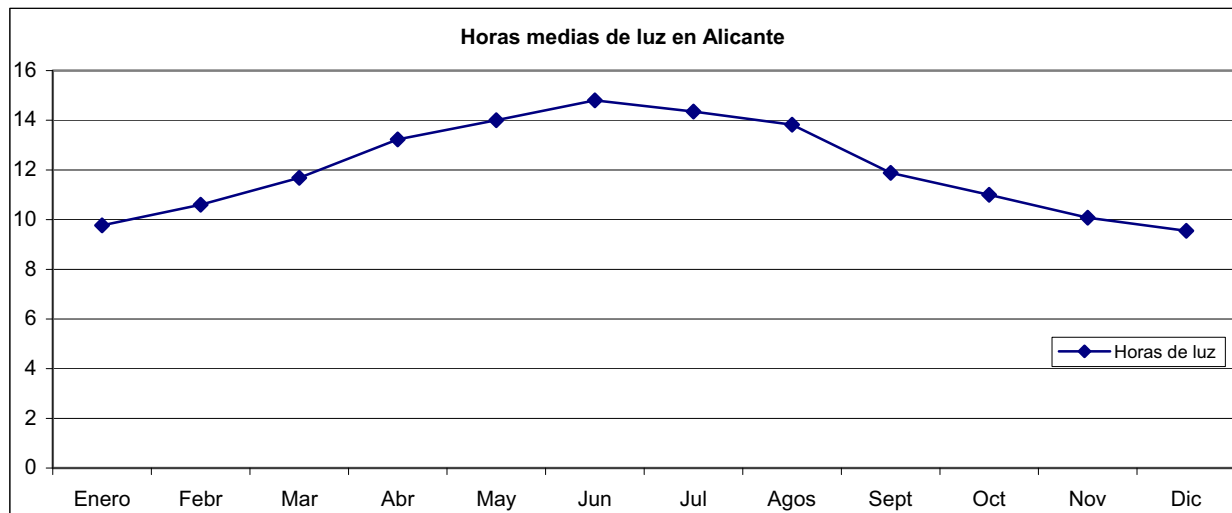


Fig. 3.3. Gráfico de las horas de luz medias diarias (fotoperiodo) en Alicante.

No fue posible obtener las temperaturas del agua del periodo de estudio, ya que las instituciones que las toman no las hacen públicas por estarlas utilizando en estudios de cambio climático aún sin publicar. Si fue posible obtener algunos datos del año 2008, que fueron recogidos por la empresa productora que suministró las muestras y datos históricos del Instituto Hidrográfico de la Marina (Fig. 3.4, 3.5 y 3.6):

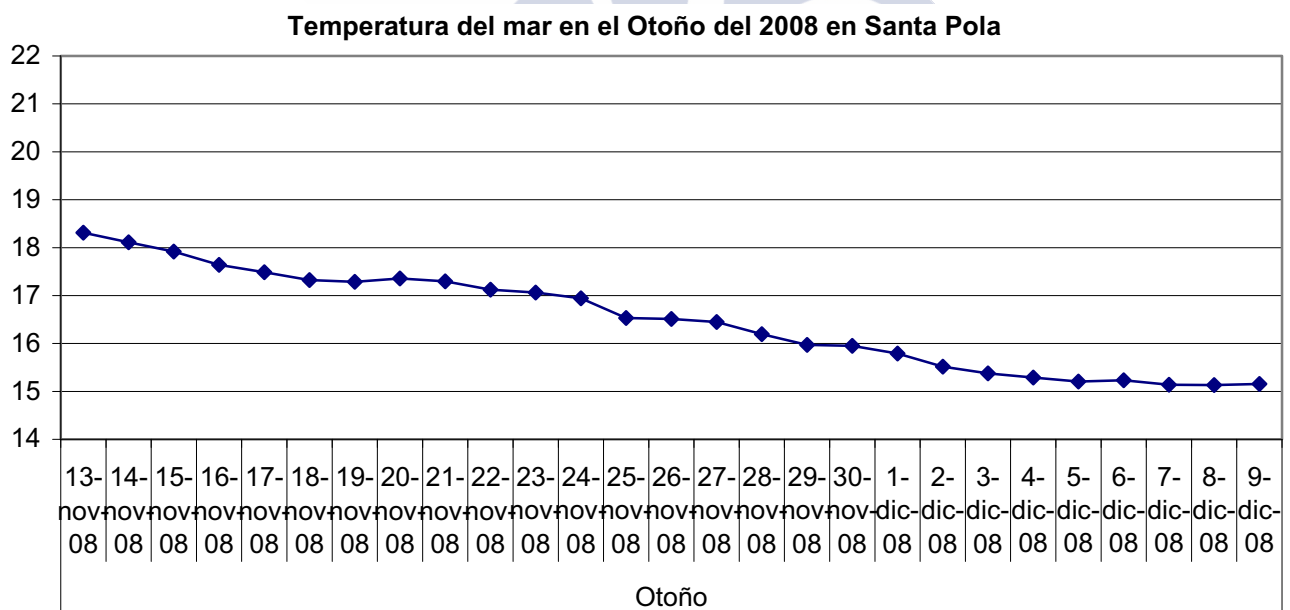


Fig. 3.4. Gráfico de la temperatura del mar a una profundidad media de 14 m en Santa Pola durante el otoño del 2008.

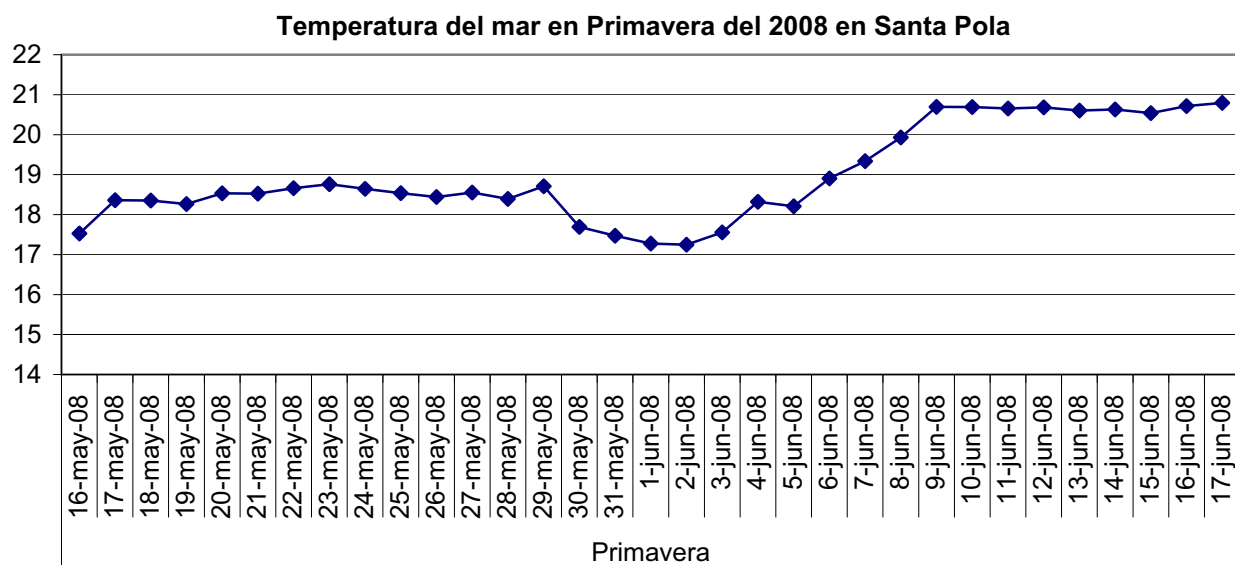


Fig. 3.5. Gráfico de la temperatura del mar a una profundidad media 14 m en Santa Pola durante el primavera del 2008.

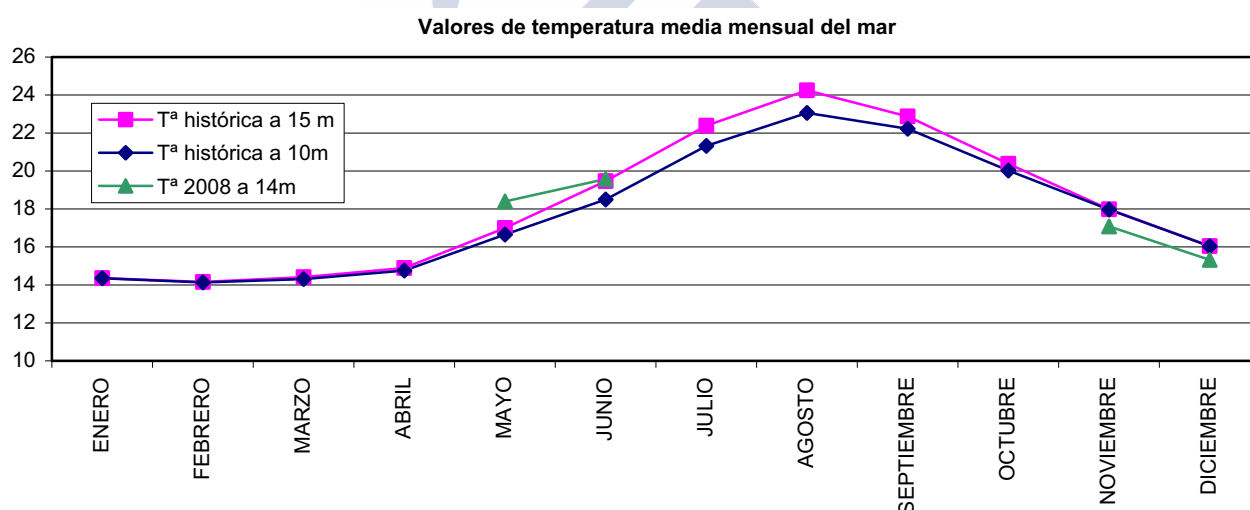


Fig. 3.6. Representación gráfica de la temperatura media del mar a distintas profundidades, históricas en el área de Cabo de Palos (fuente: Instituto Hidrográfico de la Marina, año 1983) y en los meses de mayo, junio, noviembre y diciembre del 2008 en Santa Pola.

3.1.2 Acondicionamientos

Se llevaron a cabo 3 acondicionamientos para determinar el efecto de las condiciones ambientales y la edad en el ciclo natural de *O. edulis*.

Se tomó una porción de las poblaciones estudiadas en el medio natural, es decir, poblaciones 09, 08 y 07 y se acondicionaron bajo parámetros conocidos.

Esta parte de la experimentación se llevó a cabo en las instalaciones del Instituto Español de Oceanografía de A Coruña.

Como control se usaron los muestreos del mismo periodo temporal procedentes del medio natural.

Los parámetros de los acondicionamientos fueron los siguientes:

Acondicionamiento 1:

El 10 de Diciembre del 2008 el Oceanográfico recibió 368 ostras de dos clases de edad, la mitad era de la población 08, es decir, 0 años de edad, y la otra mitad, de la población 07, de 1 año de edad. Tener dos clases de edad nos permitiría estudiar el posible efecto de la edad sobre el desarrollo de las ostras y sobre la influencia de los factores ambientales.

Ambas clases de edad se acondicionaron bajo los mismos parámetros, de temperatura y fotoperiodo.

Se usaron dos temperaturas, una caliente (aproximadamente 18° C) y una fría (aproximadamente 14° C), y dos fotoperiodos, un largo (16 horas de luz) y uno corto (8 horas de luz) (Fig. 3.7 y 3.8).

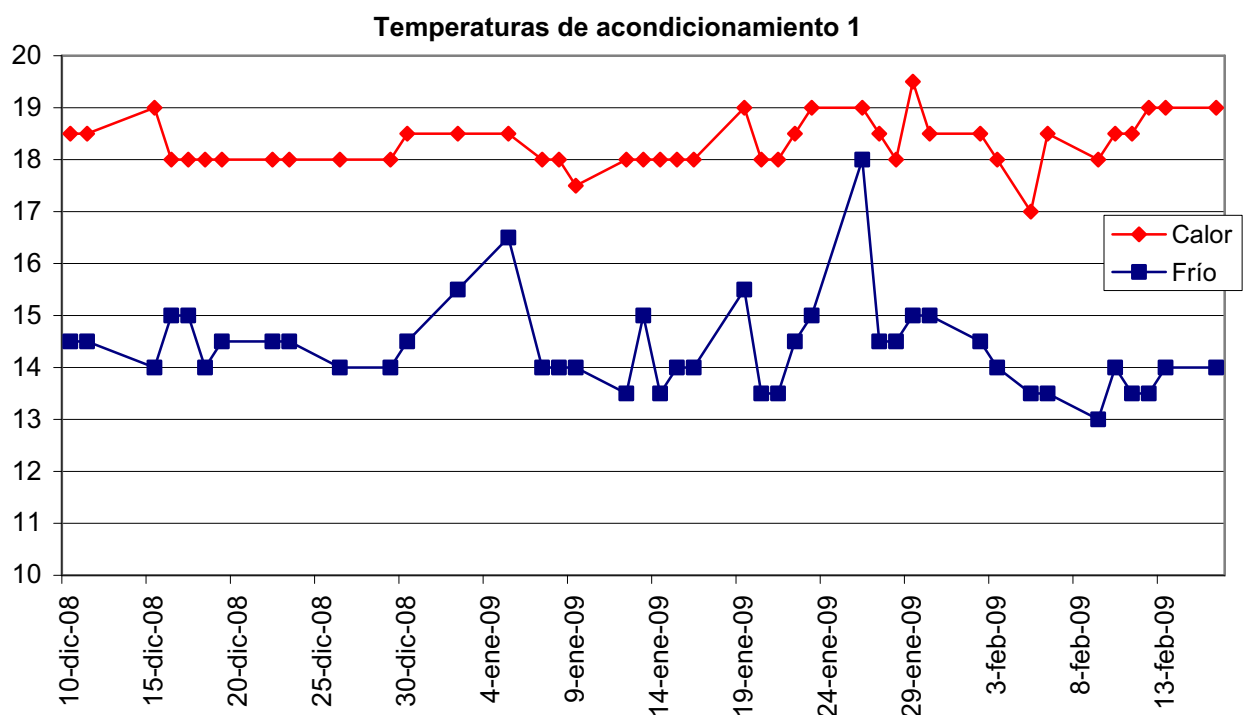


Fig. 3.7. Gráfica de las dos clases de temperatura utilizadas en el primer acondicionamiento.

Los factores ambientales se combinaron del siguiente modo:

- **Condiciones adversas o “Frío corto (Fc)”**: Se representa el invierno del ciclo natural, durante el cual, supuestamente, la actividad reproductora es mínima. Las ostras se mantuvieron a una media de 14° C y 8 horas de luz.
- **Condiciones favorables o “Calor largo (Cl)”**: Se representa la primavera-verano del ciclo natural, donde, supuestamente la actividad reproductora es máxima. Se sometieron a una media de 20° C y 16 horas de luz.
- **Condiciones mixtas**: Para determinar si la temperatura y el fotoperiodo tienen un efecto conjunto o independiente sobre el desarrollo de las ostras se desacoplaron estos dos factores:
 - Temperatura favorable y fotoperiodo desfavorable o **“Calor corto (Cc)”**: Se mantuvieron a una temperatura media de 20° C y a un fotoperiodo de 8 horas de luz.

- Temperatura desfavorable y fotoperiodo favorable o “**Frío largo (Fl)**”: Se sometieron a una temperatura media de 14° C y un fotoperiodo de 16 horas de luz.

	14° C	20° C	
8 horas	Condiciones desfavorables (Fc)	Condiciones mixtas (Cc)	0 años
			1 año
16 horas	Condiciones mixtas (Fl)	Condiciones favorables (Cl)	0 años
			1 año

Fig. 3.8. Tabla resumen de la combinación de factores aplicada en el primer acondicionamiento.

Se mantuvieron durante 30 días y se analizaron 10 individuos de cada grupo, 80 en total. Sin embargo, se observó que el desarrollo era demasiado rápido y que el período de muestreo era demasiado largo, con lo que se llevó a cabo otro muestreo a los 15 días (45 días de acondicionamiento), en el que se incrementó también el tamaño de muestra a 15 individuos de cada grupo. A los 60 días de acondicionamiento se llevó a cabo el último muestreo, donde se analizaron todos los individuos que quedaban.

Las muestras de los acondicionamientos eran entregadas en origen, en mano justo después de su recogida.

Acondicionamiento 2

En este acondicionamiento se mantuvo la temperatura ambiente, de otoño-invierno, y se estudiaron las variaciones del fotoperiodo; esto se hizo ante la hipótesis del importante papel de la luz en el desarrollo gametogénico de *Ostrea edulis*, y ante la limitación en la manipulación de la temperatura, ya que no se poseía un sistema de enfriamiento (Fig. 3.9).

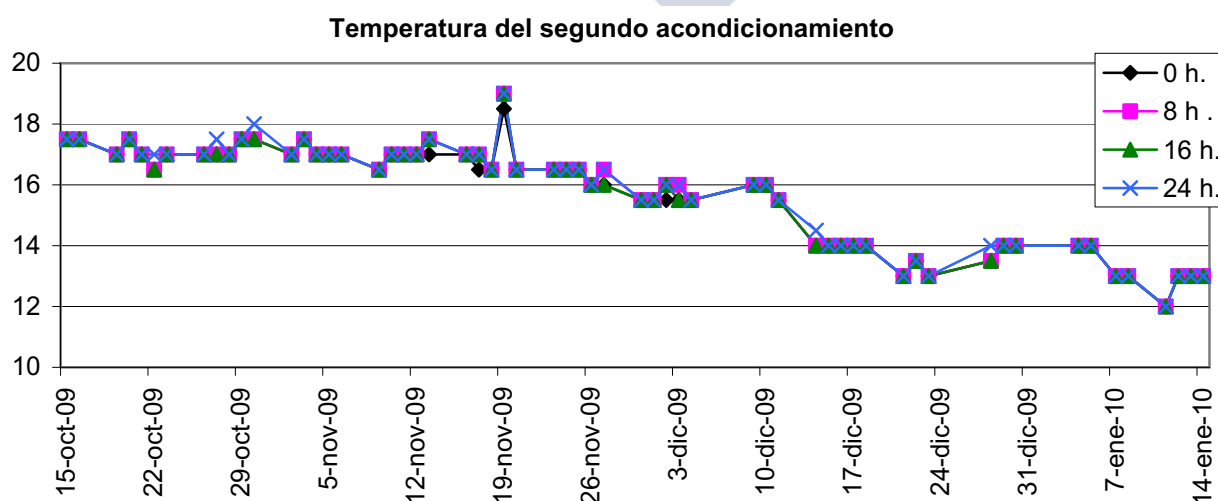


Fig. 3.9. Gráfico de la temperatura de los cuatro grupos, a distintas horas de luz, durante el segundo acondicionamiento.

El 14 de octubre del 2009, el Oceanográfico de A Coruña recibió 540 ostras de dos clases de edad, 0 años (población 09) y 1 año de edad (población 08). Las de clase 0 años de edad, además, tenían la particularidad de que su gónada estaba sin desarrollar, y las de 1 año de edad estaban predominantemente en Reposo. Es decir, en general tenían escaso o nulo desarrollo gonadal.

Estas ostras se acondicionaron durante 90 días, con alimentación ad libitum, temperatura ambiente y el siguiente fotoperiodo ((Fig. 3.10):

- Ausencia de luz, **0 horas de luz**: Un cuarto de cada clase de edad se mantuvo en condiciones de oscuridad total, con el fin de observar si la ausencia de luz impedía el desarrollo gametogénico.
- Condiciones desfavorables de luz, **8 horas de luz**: Se reprodujo el fotoperiodo corto del medio natural.
- Condiciones favorables de luz, **16 horas de luz**: Se reprodujo el fotoperiodo largo del medio natural.
- Luz permanente, **24 horas de luz**: Se llevó a cabo para observar si el posible efecto positivo de la luz era exponencial o si llegaba a saturación.

Fotoperiodo	0 horas	8 horas	16 horas	24 horas	0 años
					1 año

Fig. 3.10. Tabla resumen de las condiciones aplicadas al segundo acondicionamiento.

Cada 15 días, hasta el día 90, se extraía una muestra de 10 individuos de cada grupo, 80 en total, excepto el último muestreo, en el que se procesaron todas las ostras que quedaban. Se obtuvieron en total 6 muestreos.

Acondicionamiento 3

Se realizó para observar el posible efecto diferenciado de la luz sobre individuos con la gónada sin desarrollar (acondicionamiento 2) e individuos con la gónada desarrollada.

Al igual que en el acondicionamiento 2 se usó agua a temperatura ambiente (Fig. 3.11) y se alimentó ad libitum. Pero se usó sólo la clase de edad 0 años.

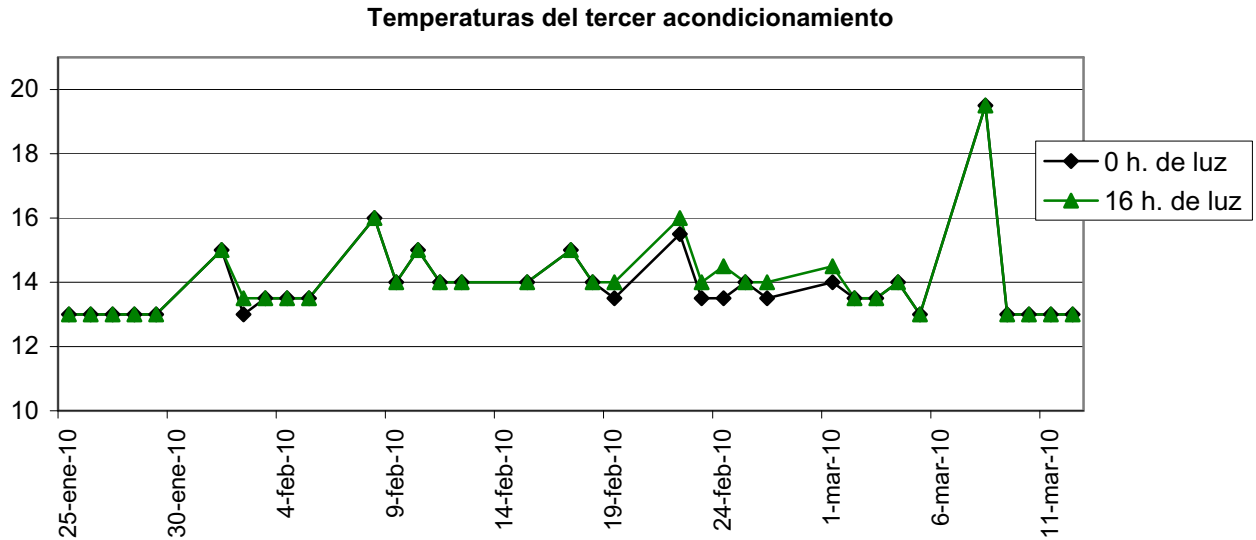


Fig. 3.11. Gráfico de la temperatura para el tercer acondicionamiento.

El 21 de enero del 2010 el Oceanográfico de A Coruña recibió 122 ostras de la población 09, 0 años de edad. Estas ostras se dividieron en dos grupos y se sometieron a 0 horas de luz y a 16 horas de luz respectivamente (Fig. 3.12). Cada 15 días se extraían y procesaban 15 individuos de cada grupo, hasta los 60 días de acondicionamiento.

Fotoperiodo	0 horas	16 horas	0 años
--------------------	---------	----------	---------------

Fig. 3.12. Tabla resumen de las condiciones aplicadas en el tercer acondicionamiento.

3.2. Procesado histológico de las muestras

Se le aplicó el mismo procesado a todas las muestras, ya fueran del medio natural o de acondicionamiento.

Las muestras se enviaban a través de una empresa de transporte rápido y con sistema de refrigeración (Fig. 3.13), con lo que las ostras llegaban al laboratorio vivas.



Fig. 3.13. Sistema de embalaje para el envío de muestras.

Inmediatamente se identificaban individualmente con un código que indicaba el muestreo al que pertenecían y al número de individuo.

A continuación se procedía a la toma de datos físicos, de peso total y longitud.

Posteriormente se abrían con la ayuda de un abreostras o un cuchillo y se tomaban datos del peso de la concha y la vianda de cada individuo.

Se diseccionaba la gónada, junto con el hepatopáncreas, ya que la gónada lo recubre. No se recogieron los pesos de las gónadas, ya que al estar unidas al hepatopáncreas el peso sería conjunto y no se podría establecer la variación de los pesos de las gónadas.

Inmediatamente después de la disección se llevaba a cabo el procesado histológico. En primer lugar, la gónada se introducía en botes, individuales e identificados, para su **fijación** con Bouin con el fin de facilitar las posteriores fases de procesado, las gónadas-hepatopáncreas más grandes se cortaron a la mitad o se eliminó la parte central, hepatopáncreas en su mayoría.

Composición del **Bouin**:

- Solución saturada de ácido pícrico en agua de mar: 750 mL
- Formaldehído al 40 %: 250 mL
- Ácido acético glacial: 50 mL

Una vez fijadas correctamente, las gónadas-hepatopáncreas se extraían del Bouin y se llevaban a cabo sucesivos **lavados** en alcohol de 70 %, para la eliminación del ácido pícrico de las muestras, compuesto que da un color amarillo y puede interferir posteriormente con la tinción. El alcohol se cambiaba a medida que el pícrico pasaba de las gónadas-hepatopáncreas a este. Los lavados en alcohol de 70 % se llevaron a cabo en varios días y se realizaron hasta que las muestras perdieron el tono amarillo, es decir, eliminaron todo el pícrico.

Una vez aclaradas, las muestras se sometían a una **deshidratación**, en la cual se mantenían durante una hora en alcoholes de menor a mayor graduación y finalmente en xilol (Fig. 3.14).

Líquido	Tiempo
Alcohol 96°	1 hora
Alcohol 100°	1 hora
Xilol	30 min

Fig. 3.14. Tabla resumen del proceso de deshidratación.

Una vez finalizada la deshidratación las muestras se **incluyeron en bloques de parafina**, para ello, en primer lugar se realiza una infiltración en parafina, durante el cual, la parafina ocupa los huecos intra y extracelulares. Las muestras se introducían en parafina y se mantenían en una estufa a 58 °C, realizando un cambio de parafina (Fig. 3.15).

Infiltración en estufa	Tiempo
Parafina. 1 uso	4-5 horas
Parafina nueva	12-24 horas

Fig. 3.15. Tabla resumen del proceso de infiltración.

A continuación, se realizaba la **inclusión** de las muestras individuales en tacos de parafina, con la ayuda de moldes metálicos.

Una vez obtenidos los bloques de parafina, estos se enfriaban a 6-7 °C, para facilitar el **corte**. Cada individuo se cortaba a espesores de corte de 3 µm, con un Microtomo Microm modelo “HM-340E”. Se depositan los cortes en un baño de flotación, con agua a 40-42 °C, para su estiramiento y selección. A continuación se colocaban en un portaobjetos y se codificaban, de cada individuo se sacaron 3 ó 4 portas con 2 ó 3 cortes cada uno.

Una vez obtenidos los cortes era preciso **teñirlos** (Fig. 3.16); para ello, en primer lugar, los portas se introducían en la estufa a 58° C, 15 minutos hasta que la parafina estaba completamente derretida. A continuación se realizaban dos lavados en xilol para eliminar la parafina, y se rehidrataban pasándolas por alcoholes de mayor a menor graduación, para permitir la actuación del tinte, en nuestro caso se usó el **tricrómico** de Wheatley (1951).

La solución tricrómica de Wheatley es una modificación de la tinción tricrómica de Gomori (1950) y su formulación es la siguiente:

- Chromotrope 2R: 0,6 g
- Light green SF: 0,15 g
- Fast green FC: 0,15 g
- Ácido fosfotúngstico: 0,7 g
- Ácido acético glacial: 1,0 mL
- Agua destilada: 100 mL

La formulación del colorante tricrómico de Wheatley se adquirió comercialmente como producto comercial Para-Pak Trichrome Stain (Meridian Bioscience, Inc., USA).

El Cromotopo 2R tiene afinidad por la cromatina, tiñéndola de rojo o rojo púrpura, mientras que el Ligth Green y el Fast Green tiñen los citoplasmas de color verde azulado. Así mismo esta tinción tricrómica resalta muy bien los fibroblastos y las fibras de colágeno.

La tinción se detenía con Solución B (ácido acético al 10% v/v en etanol del 90%). Se realiza un pase en esta solución durante 30-60 segundos y con agitación suave.

Por último, se deshidrataban de nuevo, pasándolos por alcoholes de menor a mayor graduación y terminando con xilol.

Número cubeta	Contenido cubeta	Tiempo
1º	Xilol	5 minutos
2º	Xilol	5 minutos
3º	Alcohol 100º	5 pases
4º	Alcohol 100º	5 minutos
5º	Alcohol 96º	5 minutos
6º	Alcohol 70º	5 minutos
7º	Alcohol 70º	5 minutos
8º	Tricrómico	5 segundos
9º	Solución b	15 segundos
10	Alcohol 96º	15 segundos
11º	Alcohol 96º	5 minutos
12º	Alcohol 100º	5 minutos
13	Xilol	5 minutos
14º	Xilol	5 minutos

Fig. 3.16. Tabla resumen del proceso de tinción.

Una vez teñidos, se procedió al **montaje de los portas**, para proteger y conservar los cortes. Como medio de montaje se utilizó una resina artificial, el DPX, del cual se ponían unas gotas en el cubreobjetos, y a continuación, se colocaba sobre el portaobjetos, cubriendo totalmente los cortes histológicos y cuidándose de que no quedaran burbujas.

Una vez secos, se pasaba a su estudio, y al posterior almacenaje.

3.3. Recogida de datos

Los portaobjetos fueron estudiados al microscopio óptico Olympus, modelo “BX-50”, equipado con óptica Plan-apoacromática y un sistema fotográfico PM-20, con objetivos de 10x, 20x, 40x, 60x de inmersión en aceite y 100x de inmersión en aceite.

Para la recogida de datos se utilizó la siguiente tabla:

MUESTREO:	
Código	
Parásito	
Sexo	
Espacio del Manto	
Espacio de la Gónada	
Espacio del Digestivo	
Gónada	
Gonias iniciales	
Series Gametogénicas ♂ (SG♂)	
Series Gametogénicas ♀ (SG♀)	
Calidad de la Preparación (Pp)	
Reteñir (Rt)	
Observaciones	

Fig. 3.17. Tabla para la recogida de datos.

A cada **muestreo** se le vinculó un código, en el cual se indicaba su origen, medio natural o acondicionamiento, y orden de llegada. Por ejemplo: OS01-- (Ostra de Santa Pola, muestreo 01) u OC01-- (Ostra de Coruña, acondicionamiento 01).

El **código** de cada individuo es el código del muestreo y el número otorgado a ese individuo dentro de ese muestro. Por ejemplo: OS0101 (Ostra 1 del primer muestreo del medio natural).

En **parásito** se anotaba la presencia o ausencia de parásitos, en caso de presencia, se indicó de cual se trataba, su localización y grado de invasión de 1 a 3, donde el 1 era el menor grado de invasión y el 3 el máximo. Por ejemplo: Bucephalus, M1, G1, D1 (Infestación por Bucephalus con un nivel de afectación 1 en el manto, gónada y digestivo).

En la casilla de **sexo** se indica la clase sexual de cada individuo, y esta se establece según las series gametogénicas presentes y su desarrollo. Es lo último que se pone. Se hablará de las clases sexuales en un capítulo específico.

Espacio del manto, de la gónada y del digestivo, se determina el grado de desarrollo de cada uno de 0 a 3, siendo el 0 el menor grado y el 3 el mayor. Además, para cada una de las áreas anatómicas, se anotó la cantidad subjetiva de reservas, para ello se valoró de 0 a 3 la cantidad de Nódulos de células vesiculares (NdVC) y de Células Vesiculares (VC), siendo 0 la ausencia y 3 la mayor cantidad.

Los valores de la gónada corresponden a los siguientes estados:

- 0: ausencia de desarrollo gonadal.
- 1: Desarrollo a nivel del canal gonadal, con posible presencia de divertículos.
- 2: Presencia de una fila de folículos gonadales.
- 3: Presencia de dos o más filas de folículos gonadales.

En el apartado de **gónada** se estableció el nivel de desarrollo del canal gonadal y de los folículos gonadales, por separado, otorgándoles valores de 0 a 3, donde:

- 0: Ausencia de células gametogénicas.
- 1: Presencia baja de células gametogénicas.
- 2: Presencia media de células gametogénicas.
- 3: Canal gonadal/ folículos gonadales completamente llenos de células gametogénicas.

Se estableció la cantidad de **Gonias iniciales** presentes, por separado, en el canal germinal y los folículos, dándoles valores de 0 a 3, siendo:

- 0: ausencia de Gonias iniciales
- 1: presencia de Gonias iniciales
- 2: Gonias iniciales perfectamente visibles y medianamente abundantes
- 3: Alta cantidad de Gonias iniciales

En las **Series gametogénicas (SG)** macho y hembra se establecieron las células de cada serie, presentes en cada individuo y cual era la predominante, para establecer el nivel de madurez de cada fase y del animal en general. El conjunto de todas las series gametogénicas de una gónada con un mismo nivel de desarrollo se denomina Fase Sexual. Se dedica un capítulo a este tema.

La **calidad de preparación** es una valoración generalizada de los cortes obtenidos para cada individuo. Se considera la buena conservación de tejido y la tinción. El baremo va de 0, mínima calidad, a 3, máxima calidad. Este apartado nos permite facilitar la búsqueda de cortes de buena calidad para el estudio de un parámetro concreto.

Los cortes donde la calidad era inadecuada, o la cantidad de gónada presente era insuficiente fueron repetidos y **reteñidos**.

Por último, se dejó un espacio para otras **observaciones**.

3.4. Procesado de datos

En primer lugar, usando los datos individuales de gonias iniciales y series gametogénicas macho y hembra, de todos los muestreos, se estableció el **patrón general de desarrollo de cada una de las series gametogénicas para *Ostrea edulis***, así como la descripción de cada una de las estirpes celulares implicadas.

A continuación se propuso una nueva clasificación sexual de *Ostrea edulis*, mediante las **clases sexuales**. Esta se estableció según las series gametogénicas presentes y su nivel de desarrollo.

Para cada individuo, en las casillas de serie gametogénica macho y hembra, se establecieron las células de dichas series más abundantes; esto es lo que determinará su madurez o nivel de desarrollo. A su vez, se determinó el sexo funcional, definido por la serie gametogénica en desarrollo más madura y abundante. Con esto, tenemos una fase sexual funcional y una fase sexual no funcional, que puede o no aparecer.

Los grados de maduración (Fig. 3.18), a la hora de representar gráficamente, son los siguientes:

- **SG ♂:**
 - Spg: Espermatogonias y/o espermatoцитos primarios.
 - Me: Meiosis I y II de la serie macho.
 - Maduración: Espermátidas y/o espermatozoides
 - P♂: Liberación de espermatozoides, es decir, puesta macho, ya sea inicial, media o final.
- **SG ♀:**
 - Ovg: Ovogonias
 - Ovp: Ovocitos previtelogénicos, equivale a la meiosis
 - OvV: Ovocitos previtelogénicos, vitelogénesis
 - Ovptv: Ovocitos postvitelogénicos, madurez.
 - P♀: Puesta hembra

SERIE GAMETOGENICA MACHO		SERIE GAMETOGENICA HEMBRA	
Nivel de desarrollo	Células gametogénicas	Nivel de desarrollo	Células gametogénicas
Gonias	Espermatogonias y/o Espermatoцитos primarios	Gonias	Ovogonias
Meiosis	Meiosis I y Meiosis II	Previtelogénesis	Ovocitos previtelogénicos
Maduración	Espermátidas tempranas y tardías	Vitelogénesis	Ovocitos vitelogénicos tempranos y/o tardíos
Madurez	Espermatozoides	Postvitelogénesis	Ovocitos postvitelogénicos
Puesta Macho	Restos, más o menos abundantes de Espermatozoides	Puesta hembra	Restos de Ovocitos postvitelogénicos

Fig. 3.18. Tabla resumen del grado de maduración para cada serie gametogénica.

En resumen, al determinar la célula gametogénica más abundante de la fase sexual funcional, tenemos el grado de maduración de cada individuo.

Para establecer el grado de maduración poblacional se contabilizaron los individuos, de una misma clase de edad, de cada grado y se dividió por el número total de individuos de la clase de edad.

Lo mismo se hizo con el sexo funcional y las clases sexuales.

Estos datos poblacionales de cada muestreo nos permiten establecer el **ciclo reproductor natural** de cada clase de edad.

A continuación, se estudió el **uso y distribución de los recursos**; para ello se analizaron 3 niveles:

- Crecimiento somático: Los datos individuales de peso total y de la vianda y longitud y peso de la concha, al hacer la media de cada muestreo, nos permite obtener la evolución poblacional de los cuatro valores.
- Gasto reproductor: Este se determina según el ciclo reproductor natural.
- Reservas: Se tienen datos individuales de la cantidad relativa de células vesiculares y nódulos de células vesiculares de manto, gónada y digestivo. Estas se agrupan en 3 niveles (pocas, medias o muchas), se suman los individuos de cada nivel para cada muestreo y se divide entre el número total de individuos de la clase de edad del muestreo a estudiar.

Los datos de los muestreos de acondicionamiento se tratan del mismo modo que los del medio natural; simplemente hay que tener en cuenta, que además de analizar dos clases sexuales por muestreo (excepto en el tercero), cada clase se somete a 4 condiciones diferentes (dos en el tercero).

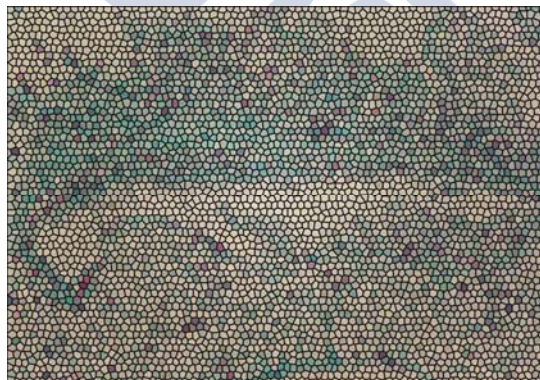
De este modo tendremos el **efecto de los acondicionamientos** sobre el ciclo natural (fases sexuales, el sexo funcional y las clases sexuales) y sobre el **uso y distribución de los recursos**.

El efecto de cada acondicionamiento se observa desde dos puntos de vista, en relación al medio natural y su evolución a partir del control, denominando control el muestreo correspondiente a las ostras que se pusieron a acondicionar, y que nos da el punto de partida. Esto sirve tanto para la influencia en el ciclo reproductor como para el uso y distribución de reservas.



CAPÍTULO 4:

MORFOGÉNESIS DE LA GÓNADA





4.1 Origen de la gónada, líneas germinales sexuales, espermatogonias y ovogonias

La **gonadogénesis** es el proceso de formación de la gónada por el molusco, generando una unidad histoanatómica funcional que se erige en un órgano propio del animal.

Ostrea edulis hace una gonadogénesis que implica dos procesos que, según revelan los resultados de este estudio, ocurren de modo prácticamente simultáneo: a) la fabricación de la infraestructura de los gonoductos y de los folículos gonadales; y b) la gametogénesis, que es la producción de las series gametogénicas, masculina y femenina, que originarán, respectivamente, los espermatozoides y los huevos.

Para abordar el estudio de la construcción de la gónada por el molusco, así como su evolución, se propone un modelo de **espacios anatómicos** en una ostra adulta (Fig. 4.6.).

Definimos un **espacio anatómico** como un lugar del soma del molusco que este asigna para realizar un conjunto de funciones fisiológicas específicas. Este espacio tiene un perfil histológico y funcional característico, y en él se encuentran las células que realizan las funciones fisiológicas propias de dicho espacio.

Para *Ostrea edulis* se formulan los siguientes espacios anatómicos: a) el canal genital; b) el espacio del manto; c) el espacio gonadal; d) el espacio de la glándula digestiva. Siendo el eje central de este modelo el **canal genital**, y relativo a él se disponen el resto de espacios.. Estos espacios se ilustran con un esquema en la Fig. 4.6.

Desde que el juvenil de *Ostrea edulis* construye su primera gónada, y en los sucesivos ciclos reproductivos que el animal adulto hace en su historia de vida, la gónada es un órgano que surge, se forma, se desarrolla y permanece en el seno del tejido conjuntivo. Tiene entidad histoanatómica propia y es un sistema cerrado dentro de la anatomía del animal, es decir, significando con ello que las células germinales macho (**espermatogonias**) y hembra (**ovogonias**), siempre están en su interior (Fig. 4.4 B; 4.5 A y B; 4.8 A y B) y no se han observado tales células libres en el tejido conjuntivo, como ha sido propuesto para *Crassostrea gigas* (Fabioux, 2004).

En este estudio, las primeras células de las series gametogénicas masculina y femenina que observamos en la gónada primaria del animal juvenil y en la gónada del molusco adulto son las espermatogonias y las ovogonias, respectivamente; no hemos visto células germinales anteriores a ellas de las que pudiesen derivar, como observa y propone Fabioux (2004) para *Crassostrea gigas*. Por tanto, al menos a partir del animal juvenil, en *Ostrea edulis* la serie gametogénica masculina (SG ♂) comienza con una **espermatogonia** – que denominamos **espermatogonia 1** (Spg1)– y la serie gametogénica femenina (SG ♀) arranca con una **ovogonia** (Ovg); además ambas series gametogénicas son independientes entre sí, significando con ello que no se derivan de una célula común a las dos que tenga bipotencialidad sexual. De aquí se deduce que **la espermatogonia 1** (Spg1) y **la ovogonia** (Ovg) son las células iniciales fundadoras, respectivamente, de la serie gametogénica masculina y de la serie gametogénica femenina, y que deben quedar determinadas durante la embriogénesis del animal, para que cuando se forme el juvenil ya esté equipado con estas células germinales.

Ni en *Ostrea edulis*, ni en la mayoría de los moluscos bivalvos, se conoce el origen tanto de **la gónada** como de las células de **la línea germinal sexual**. Opinamos que, para esclarecer estos asuntos, hay que rastrear hasta la embriología temprana del animal, y que esta cuestión no se ha abordado en profundidad generando una amplia confusión en la literatura científica. En un intento de dar un marco explicativo a nuestros resultados, exponemos a continuación los antecedentes acerca de lo que se conoce sobre la embriología de la gónada y de las líneas germinales sexuales en un molusco bivalvo.

Hasta donde llega nuestra información, sólo Farris H. Woods (Woods, 1931) ha hecho un estudio extenso, profundo y minucioso acerca del origen embrionario de las células de la línea germinal sexual en un molusco bivalvo; también este autor fue el primero en preocuparse por el esclareci-

miento de los **factores determinantes** de tal línea germinal en el embrión y de utilizarlos como **marcadores** para detectar el surgimiento de las células de línea germinal para seguirlas hasta su ubicación final en el esbozo de la gónada que se forma en el embrión (Woods, 1932). Asimismo, este autor, establece cómo y cuando se forma la gónada en el embrión, distinguiendo claramente entre lo que es la estructura de la gónada y lo que son las células de la línea germinal sexual que están en su seno. Woods realizó ambos trabajos en el molusco bivalvo ambisexual de agua dulce *Sphaerium striatinum*.

Al estudiar la embriogénesis de las células germinales sexuales en dicho molusco, Woods (Woods, 1931) establece claramente que sus líneas germinales **masculina** y **femenina** se originan durante la embriogénesis temprana del animal formando **dos grupos de células germinales primordiales** que: a) no tienen un origen embrionario mesodérmico, sino que tienen un origen común con el mesodermo, porque tanto ambos grupos de células germinales, como parte del mesodermo, se originan a partir de un micrómero que él denomina el **micrómero d.4 (M)** ó **célula M**. Esta célula da origen a ambas líneas germinales así como a parte del mesodermo; b) ambos grupos de células germinales aparecen durante la blastulación del embrión, y en la gastrulación ya están formados; c) las células germinales de cada grupo son sexualmente **unipotenciales**, un grupo origina la línea germinal masculina, y el otro origina la línea germinal femenina, pero el autor no es capaz de pronosticar qué grupo de células germinales origina a cual línea germinal; d) aunque ambas líneas germinales proceden de la **célula M**, son **independientes entre sí** desde el momento en que se forman; e) en la gastrulación del embrión, momento en que empieza la formación de la gónada, las dos líneas germinales, masculina y femenina, ya están formadas y son independientes; f) no encuentra diferencias citológicas entre las células germinales primordiales y las **espermatogonias** y las **ovogonias** que, posteriormente, tendrá el individuo adulto, sólo observa que estas células tienen menor tamaño que las células germinales primordiales; o sea, que las espermatogonias y las ovogonias son, de hecho, células germinales primordiales; lo que claramente significa que las espermatogonias y las ovogonias son tejido germinal embrionario indiferenciado que está presente en el animal adulto.

Del trabajo de este autor se desprende que: a) cuando se origina la larva **trocófora**, las líneas germinales masculina y femenina ya se han producido y son independientes entre sí y, además, ya se está formando el esbozo de la gónada, esbozo que contiene a las células germinales primordiales de ambas líneas germinales; b) la gónada es un órgano anatómico cerrado que contiene en su interior a las espermatogonias y a las ovogonias, y ya está formado en el embrión en el nivel de desarrollo de **larva trocófora**; c) las paredes fibroblásticas que formarán tanto el canal genital como los gonoductos son de origen mesodérmico; d) las **espermatogonias** y las **ovogonias** no son de origen mesodérmico sino que tienen un principio común con él; por tanto, la **línea germinal sexual** es una **línea celular embrionaria en sí misma**, además y aparte de las hojas embrionarias ectodermo, mesodermo y endodermo; e) en el interior de la gónada hay **células mesodérmicas** y, además hay **fibroblastos** que son de origen mesodérmico. Opinamos que los resultados que presenta esta tesis sobre el desarrollo tanto de la **gónada primaria**, por el **individuo juvenil**, como el de las sucesivas gónadas por el individuo adulto de *Ostrea edulis*, pueden recibir explicación a partir de estos hallazgos de Woods (Woods, 1931) en *Sphaerium striatinum*.

También fue Woods (Wood, 1932) el primero en establecer un **marcador citológico** para detectar la formación de las células de la **línea germinal sexual** en el embrión, este consistía en un **conjunto de mitocondrias** presentes en el ovocito sin fecundar, lo que denominó **nube mitocondrial**. Ahora sabemos que, además de las mitocondrias, esta nube está compuesta por otros elementos celulares, tanto las mitocondrias, como los elementos celulares –que ahora describiremos– se incluyen actualmente en la denominada **hipótesis de la preformación**, que trata de explicar la **determinación** de la línea germinal sexual en el embrión.

La determinación de la línea germinal durante la embriogénesis de un animal se ha estudiado en invertebrados y en vertebrados, y actualmente hay dos hipótesis para interpretar los datos disponi-

bles: la hipótesis de la **epigénesis** y la hipótesis de la **preformación** (Extavour & Akam, 2003, revisión). La hipótesis de la **epigénesis** trata de explicar la determinación de la línea germinal en las especies cuyos ovocitos no tienen **plasma germinal**, o no se ha observado con claridad, como es el caso de los vertebrados.

La hipótesis de la **preformación** pretende explicar las observaciones realizadas en la mayoría de los invertebrados, como es el caso de moluscos, insectos y gusano *Caenorhabditis elegans*; se fundamenta en una **herencia maternal**, y formula que las células de la línea germinal sexual son determinadas en el embrión a partir de un **plasma germinal** que procede del ovocito **antes de ser fecundado**. Durante la segmentación del cigoto, los constituyentes de este plasma germinal no se distribuyen uniformemente entre todos los blastómeros, sino que pasan en conjunto, prácticamente en su totalidad, de unos determinados blastómeros a otros a lo largo de una línea particular de blastómeros hasta un blastómero concreto que produce la línea germinal.

Este plasma germinal es una región citoplasmática concreta y yuxtaperinuclear del ovocito que contiene organelas (mitocondrias, retículo endoplasmático rugoso, fracciones del aparato de Golgi), ribosomas, transcritos de ARNm y proteínas específicas procedentes de estos ARNm. Fue Farris Woods (Woods, 1932) quien, en *Sphaerium striatinum*, primero identificó a las mitocondrias como componente de este plasma germinal, y las utilizó como marcador para rastrear el tránsito del plasma germinal desde el ovocito, y por los blastómeros de la segmentación del cigoto, hasta llegar al **micrómero d.4**, que origina la línea germinal o las líneas germinales.

La región del plasma germinal existente en el citoplasma del **ovocito sin fecundar** origina una **estructura citoplasmática** que se tiñe, identifica y diferencia claramente mediante adecuadas técnicas histológicas para microscopía óptica. Así lo hizo el embriólogo E.G. Balbiani en 1864, quien la estudió extensamente en los ovocitos de arácnidos y de miriápodos (Balbiani, 1864), aunque no describió sus componentes organelares ni moleculares, asunto que varios autores realizaron posteriormente (Kloc, M. et al. 2004b, revisión). Actualmente, esta estructura se denomina principalmente **cuerpo de Balbiani**, o **cuerpos de Balbiani** en el caso de que la estructura se observe fragmentada en el ovocito, como con frecuencia ocurre. Los cuerpos de Balbiani también se denominan en la literatura, como: cuerpos densos, cuerpos cromatoides, nube mitocondrial, "nuage", cuerpos vitelinos y núcleos vitelinos (De Smedt et al, 2000; Extavour y Akam, 2003, revisión; Kloc et al, 2004a; Kloc et al, 2004b, revisión).

En los cuerpos de Balbiani de varias especies de invertebrados se han encontrado genes determinantes de la línea germinal, sus transcritos de ARNm y las proteínas que éstos codifican, entre ellos el gen *vasa*, el ARNm *vasa* y la proteína *vasa* (Extavour y Akam, 2003, revisión; Kloc et al, 2004b, revisión). En el bivalvo *Crassostrea gigas* se ha encontrado un homólogo del gen *vasa*, pero no se han descrito cuerpos de Balbiani (Fabioux, 2004b,c).

Con todo esto se deduce que la presencia de **cuerpos de Balbiani** en los **ovocitos sin fecundar**, libres o aún en la gónada, es un indicador de que esa especie determina la línea o las líneas germinales sexuales mediante un proceso de **preformación**.

Así opinamos que podría suceder en *Ostrea edulis*, ya que los ovocitos vitelogénicos y postvitelogénicos de *Ostrea edulis* muestran cuerpos de Balbiani (Fig. 4.1); estos se localizan en la región yuxtaperinuclear del citoplasma, tienen forma de barra y se tiñen de rojo. Este color se debe a que la tinción tricrómica da este color a las estructuras celulares que contienen elevada cantidad de ácidos nucleicos (ADN, ARN), como es el caso de los cromosomas y nucleolo, con lo que la tinción roja de los cuerpos de Balbiani podría indicar la presencia de ARNm y de ribosomas en ellos.

Normalmente, los cuerpos de Balbiani constituyen una nube que rodea total o parcialmente al núcleo, pero como resultado del procesado de la muestra para histología, tinción y corte, dicha nube se fragmenta, así, dependiendo del plano de la sección, en las preparaciones se pueden observar ninguna, una o más fracciones.

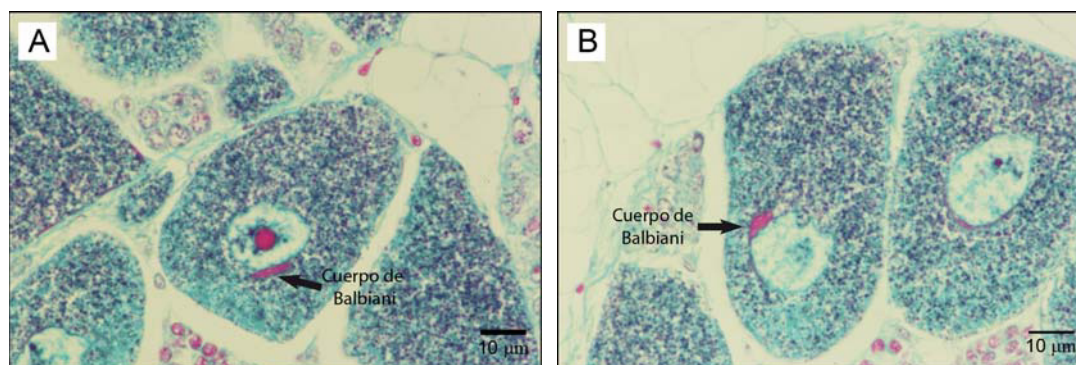


Fig. 4.1. A: Cuerpo de Balbiani en un ovocito vitelogénico tardío. B: Cuerpo de Balbiani en un ovocito post-vitelogénico.

Se conocen varios genes que intervienen en la determinación de las líneas germinales sexuales durante la embriogénesis de vertebrados y de invertebrados (Williamson y Lehmann, 1996; Saffman y Lasko, 1999; Wylie, 1999; Raz, 2000; Extavour y Akam, 2003). La función de estos genes es determinar qué células van a realizar la meiosis, es decir las que van a desarrollar gametos. Sin embargo, para la mayoría de estos organismos se ignoran los genes que especifican el género sexual, o sea, que determinan qué células germinales producirán espermatogonias y cuales originarán ovogonias.

Si las líneas germinales sexuales de *Ostrea edulis* siguen el patrón de desarrollo embrionario de *Sphaerium striatinum* (Woods, 1931), en el juvenil de este molusco la separación de las dos líneas sexuales, masculina y femenina, ya está establecida desde el estadio embrionario de **larva trocófora** a través de las células germinales primordiales y, por tanto, antes del inicio del primer desarrollo gonadal que realiza el individuo juvenil. De esto se hablará más ampliamente en el capítulo Series Gametogénicas.

Las células germinales primordiales sólo tienen vida embrionaria y, en el caso de un molusco ambisexual como *Ostrea edulis*, son las que originarán, mediante diferenciación sexual y también durante la embriogénesis, las **espermatogonias** y las **ovogonias** (gonias, ambas). Las gonias son las células fundadoras de las **series gametogénicas**, es decir, son el primer eslabón celular hacia el desarrollo de los gametos. Hay una gonía (espermatogonía) que generará la **serie gametogénica macho**, y otra gonía (ovogonía) que producirá la **serie gametogénica hembra**. En la Fig. 4.2 se muestra un esquema que ilustra la probable secuencia de formación de las espermatogonias y de las ovogonias durante la embriogénesis de *Ostrea edulis*.

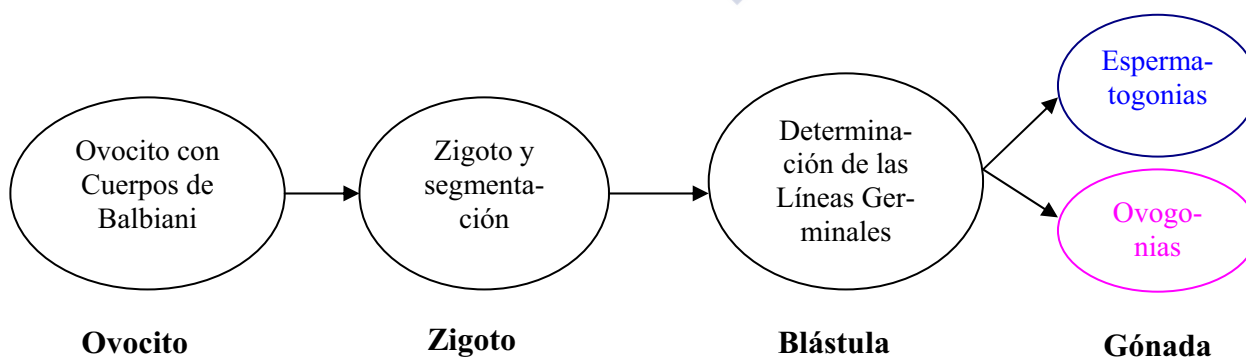


Fig. 4.2. Ilustración de la probable secuencia de formación de las espermatogonias y de las ovogonias durante la embriogénesis de *Ostrea edulis*.

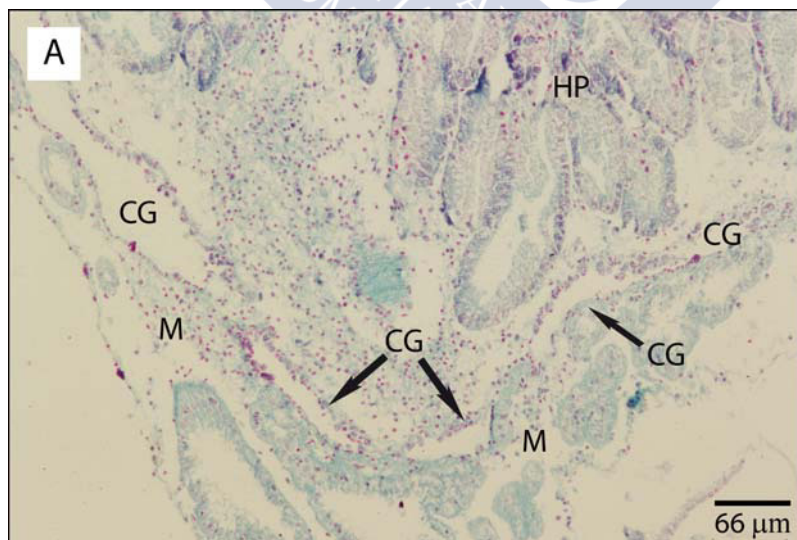
A lo largo de toda su vida, y desde que el molusco hace su primera gónada, los individuos de *Ostrea edulis* siempre mantienen un reservorio de gonias iniciales, macho y hembra, adosadas a las paredes fibroblásticas de los folículos y del canal gonadal, que aseguran la capacidad de generar tanto series gametogénicas macho como hembra.

4.2 Morfogénesis de la gónada

En *Ostrea edulis*, la gónada se ubica y se desarrolla en el espacio gonadal (Fig. 4.6) y en el seno del tejido conjuntivo, tiene una entidad histoanatómica propia y es un sistema cerrado, es decir, una vez formada, la gónada no recibe células germinales desde regiones anatómicas externas a la misma. La gónada se encuentra situada entre el canal genital (constituyente, asimismo, de la gónada) y la glándula digestiva (hepatopáncreas); el manto rodea a la gónada por la parte externa del canal genital, y la gónada, a su vez, recubre a la glándula digestiva (Fig. 4.3. A).

Cuando comienza el desarrollo de la primera gónada, ésta consiste en una serie de canales tubulares interconectados, llamados **canales genitales**, que se extienden en el tejido conjuntivo entre el manto y la glándula digestiva, observación que ya ha sido descrita en *Ostrea lurida* (Coe, 1931, 1932a, 1934; 1943a) y, también, en *Ostrea edulis* (Cole, 1942). Asimismo, ambos autores, y para dichas especies, describen la existencia de lo que denominan **tejido conectivo vesicular**, que actualmente nombramos como **células vesiculares (VC)**. En nuestros resultados se observan estas células VC en el espacio gonadal y se muestran en las Fig. 4.3 B, 4.4 B, 4.5, 4.7 A y 4.8 A. También en *Crassostrea gigas* se ha descrito la existencia de células VC en lo que nosotros denominamos espacio gonadal (Franco et al, 2008).

Los canales genitales están formados por un epitelio ciliado, y en parte secretor, en su región externa y próxima al manto, y por una pared fibroblástica y aciliada en la región más próxima al espacio gonadal (Fig. 4.2. B). En *Crassostrea gigas* estos canales son continuos, y forman un anillo tridimensional continuo alrededor del espacio gonadal; sin embargo, en *Ostrea edulis*, los canales de este sistema son discontinuos (Fig. 4.3.A).



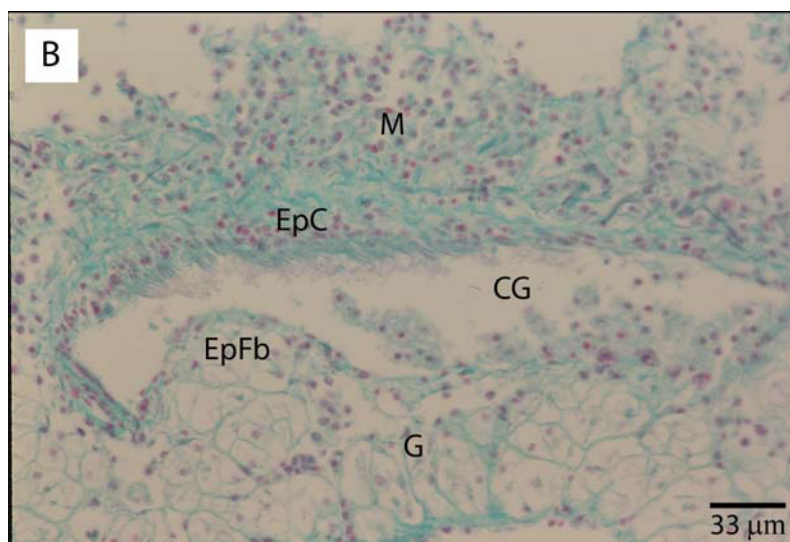


Fig. 4.3. A: Morfogénesis de la gónada de *Ostrea edulis* antes del primer desarrollo gametogénico. Posición y discontinuidad del canal genital (CG). B: Detalle del canal genital de *Ostrea edulis* sin desarrollo gametogénico. CG: Canal genital; EpC: Epitelio ciliado del canal genital; EpFb: Epitelio de fibroblastos; G: Espacio gonadal con células vesiculares (VC); HP: Hepatopáncreas (glándula digestiva); M: Manto.

Cuando el juvenil de *Ostrea edulis* forma su **primera gónada**, comienza produciendo simultáneamente dos estructuras: el sistema de canales genitales y un conglomerado celular que denominamos **masa celular conjuntiva (MCC)**. El primero ya lo hemos descrito, y la MCC es un conglomerado celular de aspecto conjuntivo que aflora en el interior de los canales genitales, está constituido por fibroblastos y células de apariencia mesodérmica, y en su seno hay **espermatogonias primarias** (Spg1) y **ovogonias** (Ovg) (Fig. 4.4 A y B; Fig. 4.8 A y B).

La formación de la **primera gónada** por el individuo juvenil podría ser una continuación del esbozo gonadal que ya se constituyó durante la vida embrionaria del molusco (estadio de larva velígera), en el caso de que se reproduzca la situación ya demostrada en el esbozo gonadal que forma *Sphaerium striatinum* (Woods, 1931); y parece que así ocurre, por las siguientes razones: a) el esbozo gonadal es un sistema cerrado, y la formación de la primera gónada también lo es; b) las paredes de la gónada en el esbozo gonadal están constituidas por fibroblastos, y la pared interior de los canales genitales también lo está; c) en el interior del esbozo gonadal hay células mesodérmicas, y en la MCC hay fibroblastos y células de aspecto mesodérmico; d) en el seno del mesodermo del esbozo gonadal están las **espermatogonias** y las **ovogonias**, y en la MCC también hay espermatogonias y ovogonias; e) en el esbozo gonadal no se advierten células germinales que no sean espermatogonias y ovogonias, también en la MCC sólo se observan espermatogonias y ovogonias, no habiendo células germinales anteriores a ellas de las que pudieran proceder; y f) en el esbozo gonadal, las espermatogonias y las ovogonias desarrollan vidas independientes entre sí, y lo mismo parecen hacer en la MCC.

Cuando se inicia el desarrollo de la gónada primaria, las espermatogonias y las ovogonias se dividen y desarrollan las **series gametogénicas** masculina y femenina, respectivamente, que no son más que el conjunto de las células en desarrollo que darán lugar a los gametos.

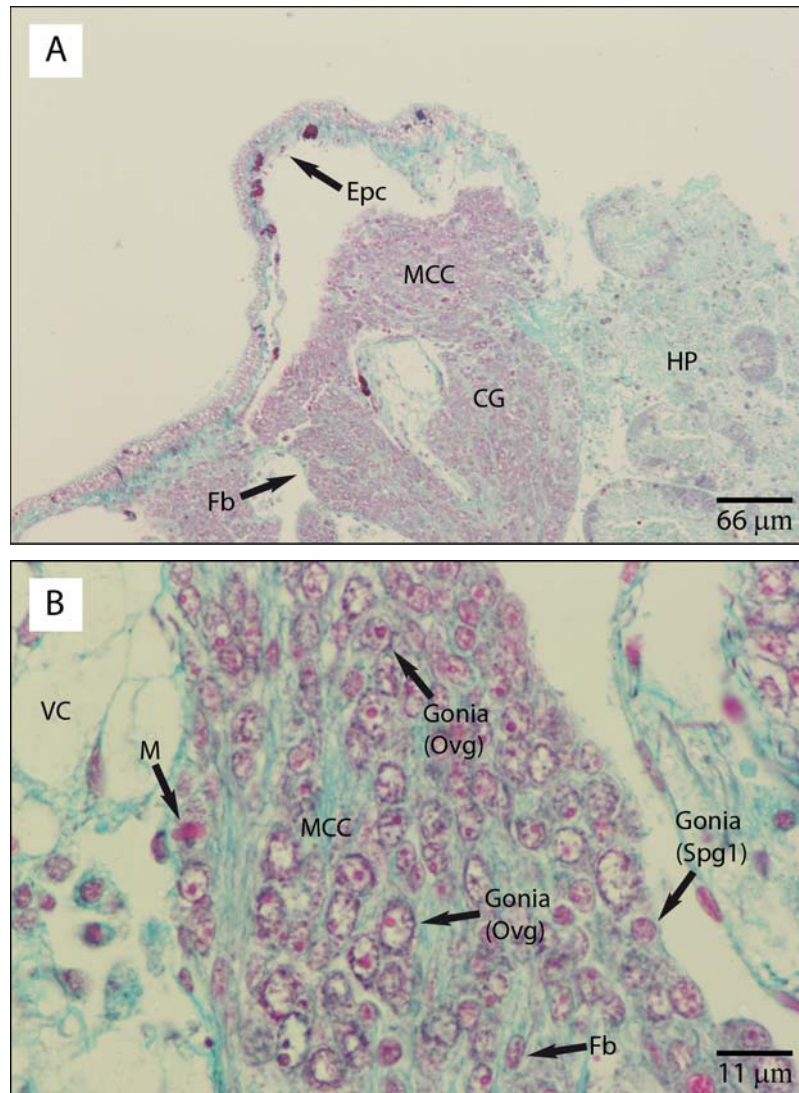


Fig. 4.4. A. Disposición de la Masa Celular Conjuntiva en el canal genital de *Ostrea edulis*. B. Detalle de la Masa Celular Conjuntiva, donde se disponen las gonias (espermatozonias y ovogonias). CG: Canal genital; EpC: Epitelio ciliado del canal genital; Fb: Fibroblastos; HP: Hepatopáncreas (glándula digestiva); MCC: Masa Celular Conjuntiva; VC: Células Vesiculares.

La formación de la gónada y el desarrollo gametogénico son procesos prácticamente simultáneos. Para formar la gónada los canales genitales diverticulan a partir de su pared fibroblástica y se evaginan (Fig. 4.5 A y B); estos divertículos crecen y se alargan desde el canal genital hacia el interior del espacio gonadal, originando así los **folículos gonadales**. Cada nueva serie de folículos se dispone, en el espacio gonadal, entre el canal genital y la glándula digestiva, de forma que los primeros folículos son los más cercanos a dicha glándula (Fig. 4.6. y 4.7.). A medida que se forman los folículos gonadales, éstos también diverticulan, y así se forman folículos lobulados y plurilobulados.

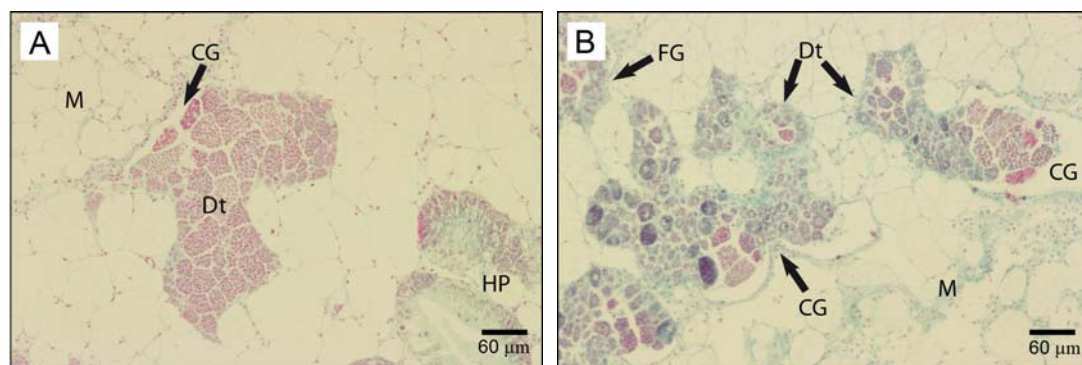


Figura 4.5. A y B . Diverticulaciones del Canal genital en *Ostrea edulis* durante la formación de la gónada primaria y el primer desarrollo gametogénico. CG: Canal genital; Dt: Divertículos; FG: Folículos gonadales; HP: Hepatopáncreas (glándula digestiva); M: Manto con células vesiculares.

El conjunto de **series gametogénicas masculinas*** constituyen lo que denominamos **fase sexual masculina***, y el conjunto de **series gametogénicas femeninas*** componen la **fase sexual femenina***. Con cada nuevo desarrollo, maduración y puesta de una o ambas fases sexuales se generarán nuevas diverticulaciones y nuevas capas de folículos gonadales que incrementarán el espacio gonadal (Fig. 4.5. y Fig. 4.6.). De esta manera es posible intuir la magnitud de la actividad gametogénica de un animal según el tamaño del espacio gonadal y el número de capas de folículos gonadales.

Ostrea edulis tiene capacidad para producir gametos de ambos sexos, es decir, tiene potencialidad para desarrollar los dos tipos de series gametogénicas, por lo tanto es bisexual. Hay bivalvos, como *Pecten maximus* (la vieira) y *Aequipecten opercularis* (la volandeira) que al ser bisexuales pueden desarrollar los dos tipos de series gametogénicas, pero siempre lo hacen en diferentes folículos. En cambio, *Ostrea edulis*, al igual que *Chlamys varia* (la zamburiña) (Iglesias, 2012), desarrolla los dos tipos de series gametogénicas en un mismo folículo; este fenómeno se denomina **intersexualidad** (Policansky, 1982). En algunos casos, el desarrollo de los folículos es tan extenso que los folículos se crecen en el interior del espacio de la glándula digestiva, intercalados entre sus acinos.

4.3 Evolución (crecimiento) de la gónada

En el juvenil de *Ostrea edulis*, cuando inicia el desarrollo de su primera gónada, sólo se observan los canales genitales con la MCC en su interior, todavía no hay formación de folículos gonadales, éste es un estadio de la gónada que denominamos **G0** (Fig. 4.4 A y B). En el seno de la MCC hay espermatogonias y ovogonias que proliferan por mitosis (Fig. 4.8 A y B).

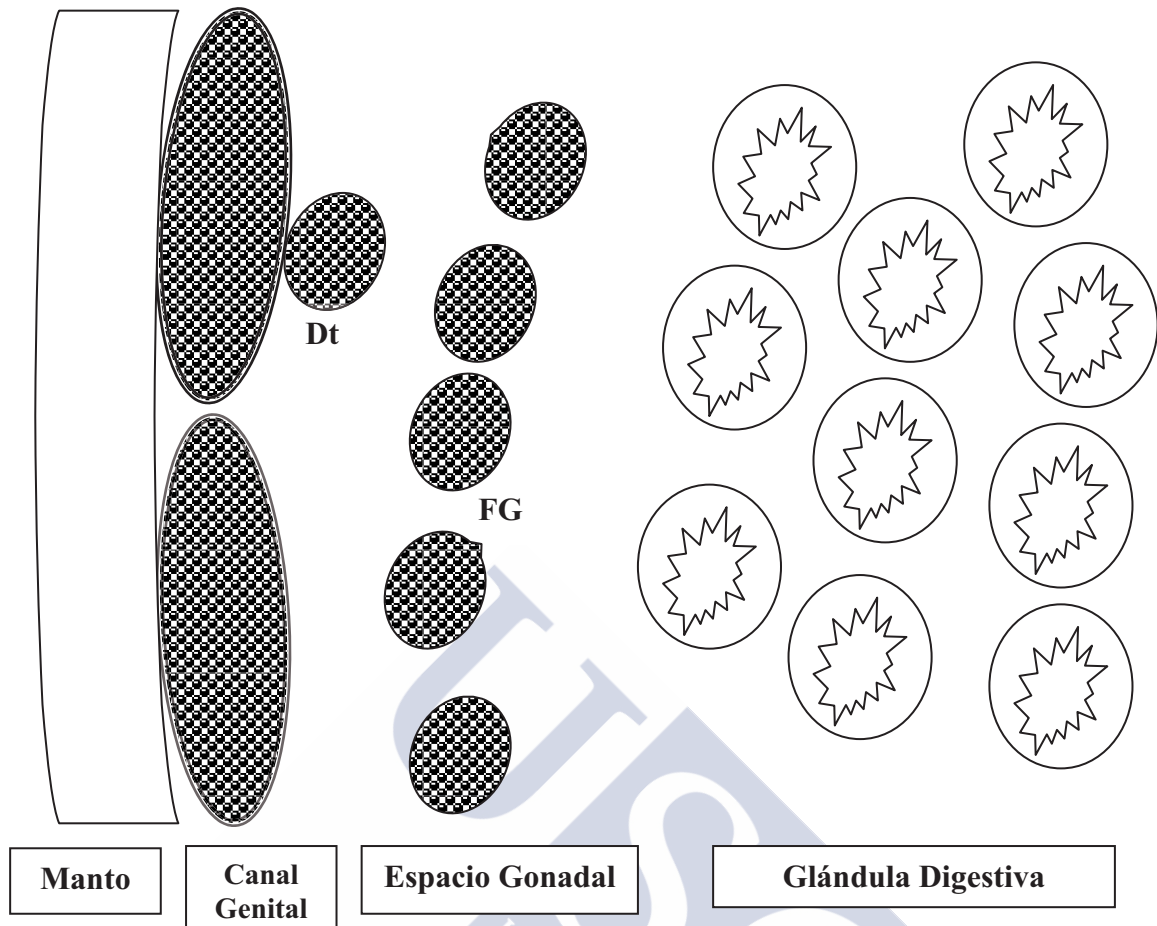


Fig. 4.6. Esquema del modelo de espacios anatómicos para *Ostrea edulis* en el que, a efectos de este estudio, se formulan los siguientes espacios anatómicos: a) Canal genital; b) Espacio del manto; c) Espacio gonadal; d) Espacio de la glándula digestiva. Asimismo, el esquema contempla el desarrollo de un nuevo ciclo gametogénico, es decir, ya ocurrió la maduración y puesta de la gónada primaria –porque ya existe una capa de folículos gonadales- y están prosperando nuevas series gametogénicas (representado por el entramado). También se representa la formación de folículos gonadales, mediante diverticulación, a partir del canal genital. Dt: Divertículo; FG: Folículos gonadales.

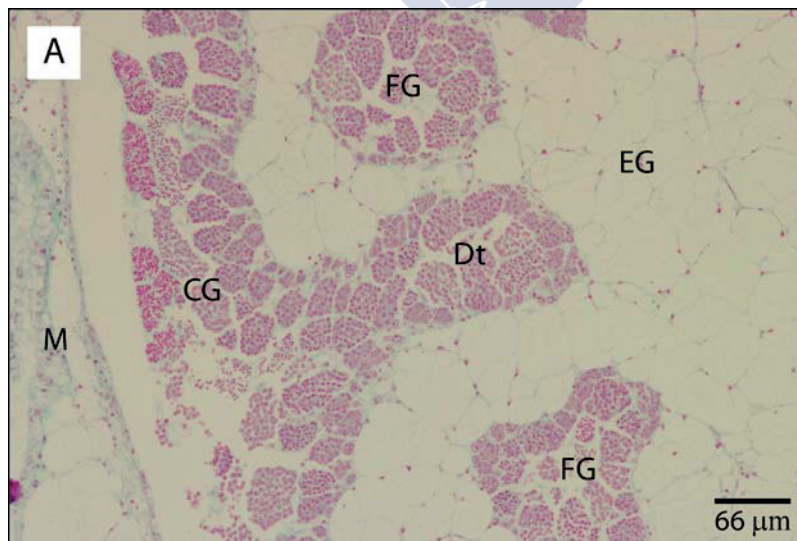


Fig. 4.7. A. Imagen real del desarrollo de un ciclo gametogénico en la gónada de la ostra plana. CG: Canal genital; Dt: Divertículo; EG: Espacio gonadal con células vesiculares; FG: Folículo gonadal; M: Manto con células vesiculares.

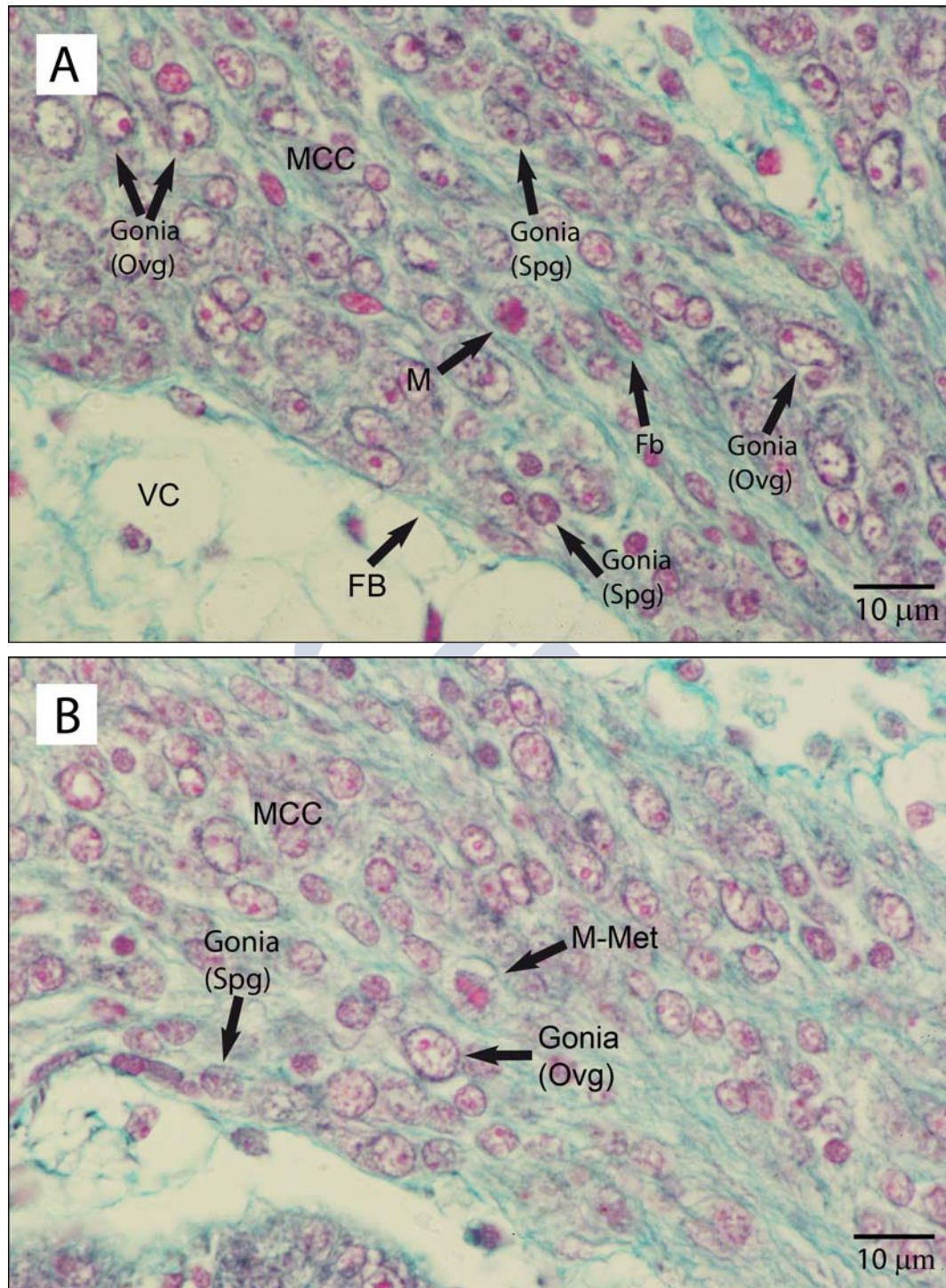


Fig. 4.8. A y B. Masa celular conjuntiva en el seno del canal genital conteniendo gonias (espermatogonias y ovogonias) como tales y en proliferación (mitosis). Obsérvense las mitosis (M) (profase, en A; y metafase, en B). G: gonía (ovogonía) FB: Fibroblasto; M: mitosis ; MCC: Masa celular conjuntiva; VC: Células Vesiculares.

Cuando continúa el desarrollo gonadal, las gonias (espermatogonias y ovogonias) prosiguen multiplicándose por mitosis y, también, aumenta el contenido celular de la MCC, agrandándose así el espacio interno del canal genital (Fig. 4.8.). A continuación, el canal, por su pared de fibroblastos, empieza a diverticular (Fig. 4.5. A). En el interior de estos divertículos se disponen las células de la masa celular conjuntiva y las series gametogénicas en desarrollo. A este estadio de la gónada lo denominamos **Gónada primaria** o **G1**. A medida que surgen nuevos folículos, el espacio gonadal,

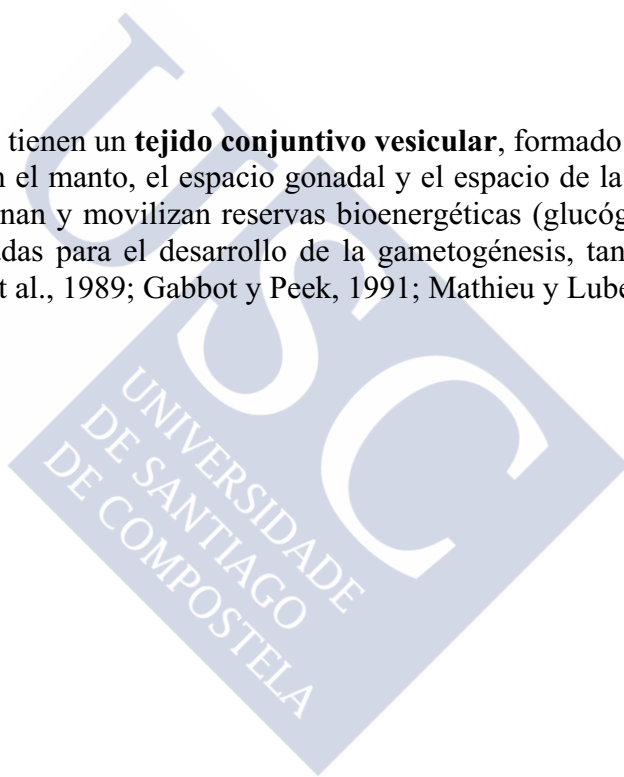
entre el canal genital y la glándula digestiva, se incrementa progresivamente. Las células germinales de las capas más internas de los folículos gonadales y del canal genital están en una fase de desarrollo más avanzada que las que están cercanas a sus respectivas paredes. En la gónada primaria, la **fase sexual** que primero se desarrolla a madurez es la masculina, por ello *Ostrea edulis* es una especie ambisexual **protándrica**.

Dentro de un mismo ciclo reproductivo (1 año) pueden completarse varias fases sexuales, significando con ello el desarrollo y puesta de dos o tres fases sexuales, con lo que una gónada primaria puede tener varias capas de folículos gonadales. Cuando se producen dos o tres fases sexuales, alternan su sexo, pero el proceso siempre empieza por el desarrollo de la fase sexual masculina.

El final del primer ciclo reproductivo viene marcado por la entrada de los animales en reposo, o época de inactividad reproductora. Al reinicio de la gametogénesis, en el periodo reproductivo siguiente, las series gametogénicas de las fases sexuales se desarrollan tanto en el canal genital como en los folículos gonadales. En el canal genital se forman nuevos divertículos que generarán nuevos folículos. A este estadio de la gónada lo denominamos **Gónada secundaria** o **G2**.

4.4 Tejido de reserva

Los individuos de *Ostrea edulis* tienen un **tejido conjuntivo vesicular**, formado por **células vesiculares** (VC), que se encuentra en el manto, el espacio gonadal y el espacio de la glándula digestiva. Estas células sintetizan, almacenan y movilizan reservas bioenergéticas (glucógeno y triglicéridos, principalmente) que son utilizadas para el desarrollo de la gametogénesis, tanto masculina como femenina (Coe, 1943a; Lenoir et al., 1989; Gabbot y Peek, 1991; Mathieu y Lubet, 1993).



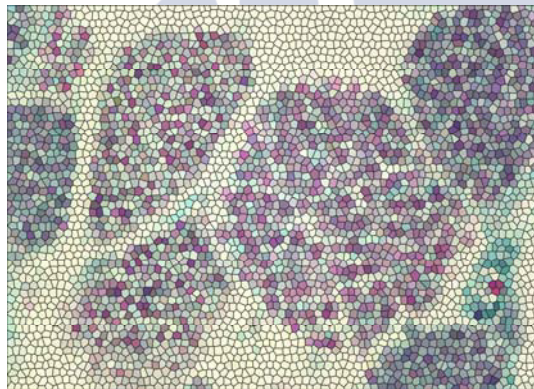
4.5 Discusión

En resumen:

- a) La **gónada** de *Ostrea edulis* es un **sistema cerrado** y las células germinales sólo están en su interior. No hay células germinales en otras regiones de la anatomía del molusco.
- b) Las **espermatogonias primarias** (Spg1) y las **ovogonias** son las **primeras células germinales** de las series gametogénicas que hay tanto en el individuo juvenil, que hace su primera gónada, como en los individuos adultos. No se han encontrado células germinales antecedentes a las espermatogonias primarias y a las ovogonias de las que éstas puedan derivar.
- c) Las **espermatogonias primarias** y las **ovogonias** tienen **orígenes celulares independientes**, o sea, no proceden de una estirpe celular común a ambas.
- d) Las **espermatogonias primarias** y las **ovogonias** son las **células fundadoras**, y producen, respectivamente, las series gametogénicas masculina y femenina.
- e) Los desarrollos de las **series gametogénicas** masculinas y las series gametogénicas femeninas son **independientes** entre sí.
- f) Los individuos de *Ostrea edulis* tienen **células vesiculares** (VC), que se encuentran en el manto, en el espacio gonadal y en el espacio de la glándula digestiva. También hay células VC en el interior de la gónada, pero son muy escasas.
- g) Durante el primer ciclo reproductivo de los individuos de *Ostrea edulis*, desde que se inician la gonadogénesis y la gametogénesis hasta el período de reposo, se desarrolla la **gónada primaria**. Durante el segundo ciclo reproductor, desde el primer período de reposo hasta el segundo, se desarrolla la **gónada secundaria**. Durante el tercer ciclo reproductor se desarrolla la gónada terciaria. Y así sucesivamente, correspondiendo a cada ciclo reproductivo la formación de una gónada donde, a su vez, se desarrollan dos o tres fases sexuales con sexo alternante.
- h) El número o **densidad de capas de folículos gonadales** no se corresponde con el número de ciclo reproductor, sino con el **número de ciclos gametogénicos**, es decir, con el número de veces que la gónada se vació mediante una puesta y desarrolló una nueva fase sexual.

CAPÍTULO 5:

*LÍNEAS GERMINALES Y
GAMETOGENÉISIS*





5.1 Génesis de las espermatogonias y de las ovogonias

Ostrea edulis es una especie **larvípara**, **ambisexual***, **intersexual*** y **asincrónica**, porque produce gametos masculinos y femeninos, lo hace en los mismos folículos, y desarrolla las fases sexuales masculina y femenina de modo asincrónico. Y aquí nos planteamos dos preguntas: a) cuál es el origen de las espermatogonias y de las ovogonias; b) cómo estas estirpes celulares se perpetúan de un ciclo reproductivo al siguiente durante la historia de vida de un individuo.

Ya hemos descrito que la gónada de los individuos de esta especie es un sistema cerrado (epígrafe 4.2), pero ¿cómo aparecen las espermatogonias y las ovogonias dentro de la gónada? Según señalamos en el epígrafe 4.1, hasta donde llega nuestra información sólo en el bivalvo ambisexual *Sphaerium striatinum* se ha investigado el origen de las espermatogonias y de las ovogonias, así como la formación de la gónada, alcanzando la exploración hasta la embriogénesis del molusco (Woods, 1931, 1932). En nuestro estudio, hemos investigado la formación de la primera gónada (G1) por los juveniles de *Ostrea edulis*, que ya la hacen a la edad de **3 meses**, y lo que se observa es que este órgano aparece como un sistema cerrado consistente inicialmente sólo en el **canal genital** (CG) (epígrafes 4.2 y 4.3; Fig. 4.3, 4.4, 4.6) a partir del que, posteriormente, se forman los folículos gonadales.

En el interior del canal genital se observa una masa celular de aspecto conjuntivo, que denominamos **masa celular conjuntiva** (MCC) (Fig. 4.4A) y tiene los siguientes componentes celulares (Fig. 4.4B, 4.8A y B, 5.3A, 5.5A):

- Fibroblastos.- Los fibroblastos son abundantes, y diferenciamos dos tipos según la tinción de su núcleo, unos tiñen el núcleo de rojo vivo y otros lo hacen de gris-oscuro (Fig. 4.4B, 4.8A, 5.3A).
- Espermatogonias (Fig. 4.4B, 4.8A y B).
- Ovogonias (Fig. 4.4B, 4.8A y B).
- No se observan células vesiculares (VC).

Esta masa celular conjuntiva (MCC) transita por el interior del canal genital (CG) y, también, por el interior de los folículos gonadales cuando éstos se forman, mediante diverticulación, a partir del CG. Cuando el juvenil hace su primera gónada, las espermatogonias y las ovogonias sólo se observan en el seno de la MCC presente tanto en el CG como en los folículos gonadales, y estas estirpes celulares no se atisban en ninguna otra región del soma del molusco. Desde que las espermatogonias y las ovogonias aparecen en la MCC se distinguen, y se diferencian entre sí, claramente por sus características morfológicas y tintoriales.

La MCC aparece cuando el molusco hace su primera gónada y, en su historia de vida, cada vez que el animal emprende un nuevo ciclo reproductivo; en ambas situaciones, la MCC surge en el canal genital, lo coloniza, y desde aquí puebla los folículos gonadales de nueva formación, y repuebla los folículos gonadales ya existentes que perduran de un ciclo reproductivo anterior.

La MCC es el escenario celular a partir del que se desencadenarán todos los procesos celulares de formación de las **series gametogénicas*** (masculina y femenina) y de las **fases sexuales*** (masculina y femenina) de *Ostrea edulis*. Como ya informamos, ya sea cuando el molusco hace su primera gónada, en su primer ciclo reproductivo, o cuando emprende una gónada posterior, en ciclos reproductivos siguientes, en el seno de la MCC aparecen simultáneamente las **espermatogonias** y las **ovogonias**, y no observamos otras estirpes celulares de línea germinal antecesoras de las que las espermatogonias y las ovogonias pudiesen derivar; los tipos celulares que se ven en la MCC son los que hemos señalado más arriba. Por tanto, consideramos que, tanto en el animal juvenil como en el

adulto, las espermatogonias y las ovogonias que surgen en la MCC son los **objetos celulares** básicos y primarios que originarán, respectivamente, las series gametogénicas masculina ($SG\♂$) y femenina ($SG\♀$), así como las fases sexuales masculina ($FS\♂$) y femenina ($FS\♀$). Reiteramos que, tanto en el molusco juvenil como en el adulto, en la MCC no advertimos células que pudiesen ser **antecesoras** de las espermatogonias y de las ovogonias que en ella observamos. Por razones que más adelante explicaremos, a las espermatogonias de la MCC las denominamos **espermatogonias primarias** (Spg1) y a las ovogonias las denominamos, simplemente, **ovogonias** (Ovg) (Fig. 5.1).

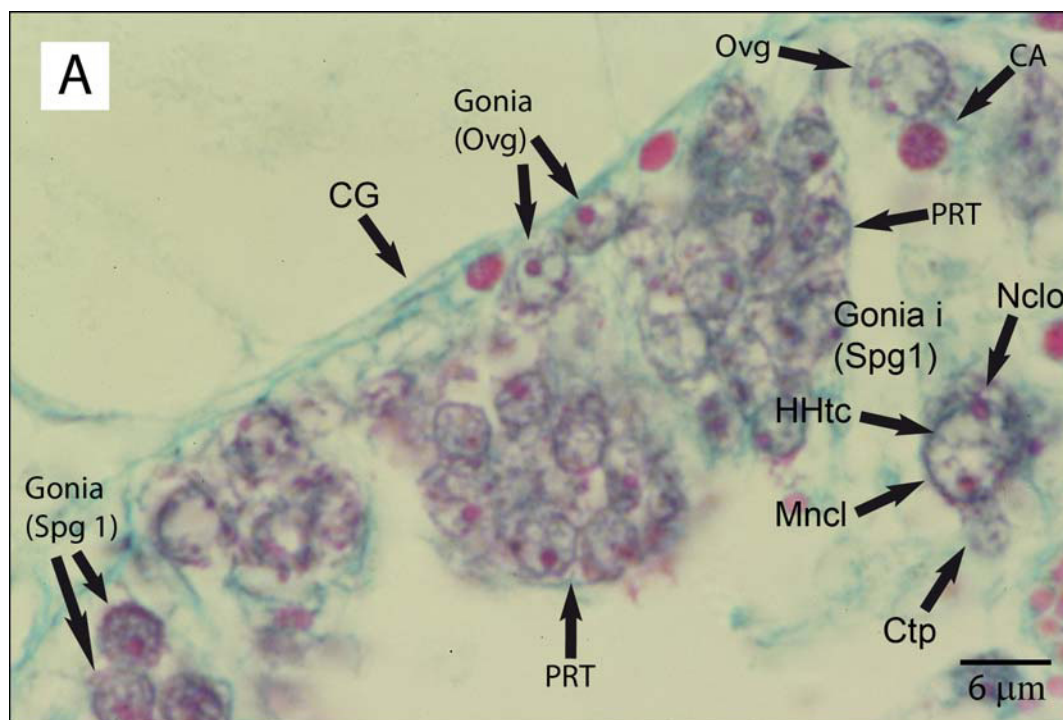


Fig. 5.1. Espermatogonias primarias (Spg1) y ovogonias (Ovg) ubicadas en el canal genital (CG). Obsérvense dos proliferaciones iniciales de espermatogonias secundarias con reducción de tamaño (PRT), correspondientes a sendas series gametogénicas masculinas ($SG\♂$). Nótese una posible célula auxiliar (CA) adherida a una ovogonia (Ovg). Para una gonía inicial (Spg1) se marcan varios de sus componentes celulares. Ctp: Citoplasma; Gonía i: Gonía inicial, es una espermatogonia primaria (Spg1); Mncl: membrana nuclear; Nclo: nucleolo; HHtc: hebras de heterocromatina.

Las Spg1 y las Ovg son estirpes celulares sexuadas independientes entre sí y que, probablemente, se originan durante, y provienen de, la embriogénesis del molusco (epígrafe 4.1). Por tanto, *Ostrea edulis* tiene **dos líneas germinales** separadas e independientes entre sí: una línea germinal masculina y otra femenina. La célula fundadora de la línea germinal masculina es la **Spg1**, y la célula fundadora de la línea germinal femenina es la **Ovg**.

¿Qué función tienen los fibroblastos de la MCC? Los **fibroblastos de núcleo rojo** tienen una citología más característica de fibroblasto (célula alargada, citoplasma estrecho, prolongaciones celulares) y es posible que se comporten como tales, en el sentido conocido de producir matriz celular, incluyendo la elaboración de colágeno, y de tener una función estructural y de sostén. Sin embargo, los **fibroblastos de núcleo gris-oscuro** exhiben menos el perfil fibroblástico típico, son más redondeados, y pensamos, como más adelante exponremos, que estas células podrían devenir en **células auxiliares** de los ovocitos.

5.2 Origen de la gónada y procedencia de la masa celular conjuntiva (MCC)

A la edad de **tres meses** los individuos de *Ostrea edulis* ya producen gónada con MCC en su interior, pero ¿de dónde proceden ambas, cómo surgen en el animal juvenil? Opinamos que ambas son la continuación desarrollada de los procesos de gonadogénesis y de formación de las células germinales (Sp_g1 y Ovg) que se iniciaron durante la embriogénesis del molusco. Conforme a la información actual de que disponemos, el desarrollo embrionario de *Ostrea edulis* está sin estudiar, pero si asumimos, como orientación, el estudio del desarrollo embrionario de *Sphaerium striatinum* (Woods, 1931, 1932), sería posible que en *Ostrea edulis* ocurriera lo siguiente:

- Cuando el individuo está en el estadio de **larva trocófora** ya se ha formado el esbozo de la gónada que, a su vez, contiene a las espermatogonias primarias (Sp_g1) y a las ovogonias (Ovg); asimismo, incluye células de origen mesodérmico.
- Los constituyentes celulares de la MCC que observamos en el juvenil ya están presentes en la larva trocófora, porque aquí están las Sp_g1, las Ovg y las células mesodérmicas, células que, opinamos, devendrán en los fibroblastos de núcleo rojo y de núcleo gris-oscuro.
- Por tanto, las Sp_g1 y las Ovg que observamos en la MCC de los individuos juveniles y de los adultos son, realmente, células embrionarias –no han perdido su carácter embrionario– que han perdurado desde el embrión hasta los individuos juveniles y, desde aquí, hasta los adultos.

Para la ostra del pacífico, *Crassostrea gigas*, se ha formulado una hipótesis que contempla la existencia, tanto en los juveniles como en los adultos, de células antecesoras de las espermatogonias y de las ovogonias, y a tales células se las ha denominado "germinal stem cells" (GSC) (Fabioux, 2004a; Fabioux et al., 2004b, 2004c). Según estos autores, tales células se diferenciarían, en los juveniles y en los adultos, en espermatogonias y en ovogonias. Opinamos que éste no es el caso en *Ostrea edulis*, en los moluscos de esta especie, ni en los juveniles ni en los adultos, no hemos encontrado células antecesoras de las espermatogonias ni de las ovogonias; por tanto, afirmamos que los individuos de *Ostrea edulis* no tienen células tipo GSC.

5.3 Sexualización de las espermatogonias primarias y de las ovogonias

Las espermatogonias primarias y las ovogonias de la MCC de los juveniles que producen su primera gónada ya son **células sexualizadas** porque, tales células son las fundadoras, respectivamente, de las series gametogénicas masculinas y femeninas que originarán los gametos. Y, el proceso de sexualización de estas células tuvo que ocurrir durante la embriogénesis del molusco.

Por tanto, cuando el molusco juvenil elabora su primera gónada ya está equipado, desde su embriogénesis, con espermatogonias y con ovogonias y, en nuestra opinión, ni el juvenil ni el adulto tienen células **antecesoras** de las espermatogonias o de las ovogonias. En consecuencia, no hay que esperar que en los individuos juveniles y en los adultos ocurran fenómenos de diferenciación celular que den lugar a las espermatogonias y a las ovogonias ni, tampoco, a su sexualización.

5.4 Evolución de las espermatogonias primarias y de las ovogonias en el seno de la masa celular conjuntiva (MCC)

En las Figuras 4.4B, 4.8A y B, 5.2 A y B se muestra cómo aparecen las espermatogonias primarias (Sp_g1) y las ovogonias (Ovg) en la MCC de un juvenil cuando inicia la formación de su primera gónada. En esta etapa las Sp_g1 y las Ovg pueblan la MCC y en ella tienen una distribución no ordenada. Las Sp_g1 y las Ovg aparecen entre la masa de fibroblastos y parece que cada una de estas estirpes celulares lleva un curso de vida individual, es decir, las Sp_g1 son independientes entre sí y de las Ovg y, asimismo, las Ovg son independientes entre sí y de las Sp_g1.

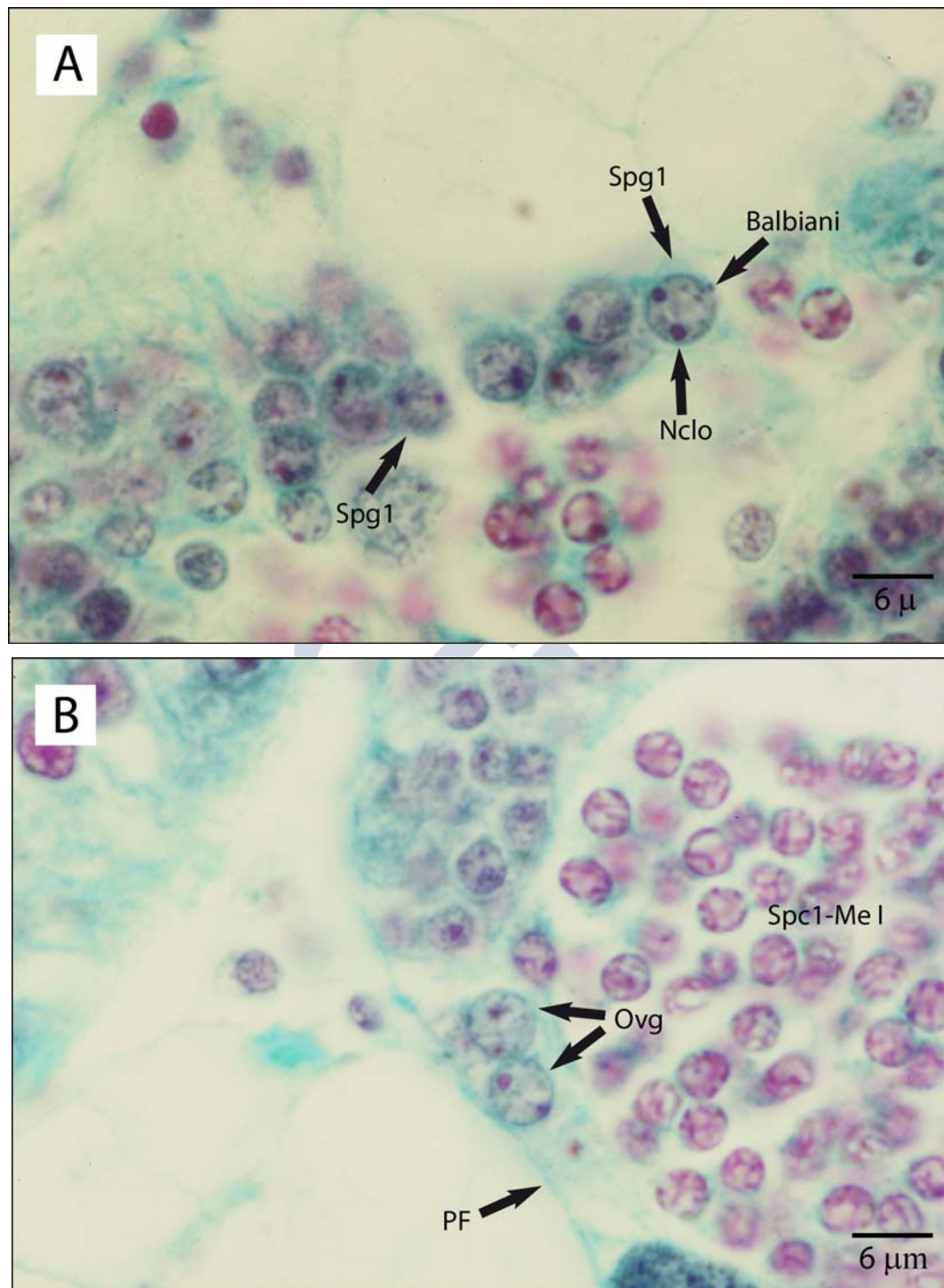


Fig. 5.2. **A.** Espermatogonias primarias (Spg1) en el canal genital. Para una Spg1 se señalan los nucleolos y un posible cuerpo de Balbiani. **B:** Ovogonias (Ovg) adosadas a la pared folicular (PF) de un folículo gonadal. Se marca un clon (una bola) de espermatocitos primarios que están realizando el proceso de la Meiosis I (Spc1-MeI). Nclo: nucleolo.

Prueba de que las células que identificamos como Spg1 y Ovg en la MCC son tales, es que dichas células tendrían que proliferar y, de hecho, encontramos figuras de mitosis que, con bastante probabilidad, se pueden atribuir a tales células. Hemos encontrado figuras de mitosis en los estadios de profase (Fig. 4.8A, 5.3A) y de metafase (Fig. 4.8B, 5.3A). No tenemos la certeza de que tales mitosis correspondan a Spg1 o a Ovg, porque hay otras células, como los fibroblastos, que también proliferan, pero el espacio mitótico nos puede orientar. Vemos que el espacio mitótico es del tamaño

que se corresponde con el de las Spg1 y las Ovg, porque los fibroblastos son más pequeños que tales células; por tanto, es probable que las mitosis que mostramos conciernan a Spg1 o a Ovg.

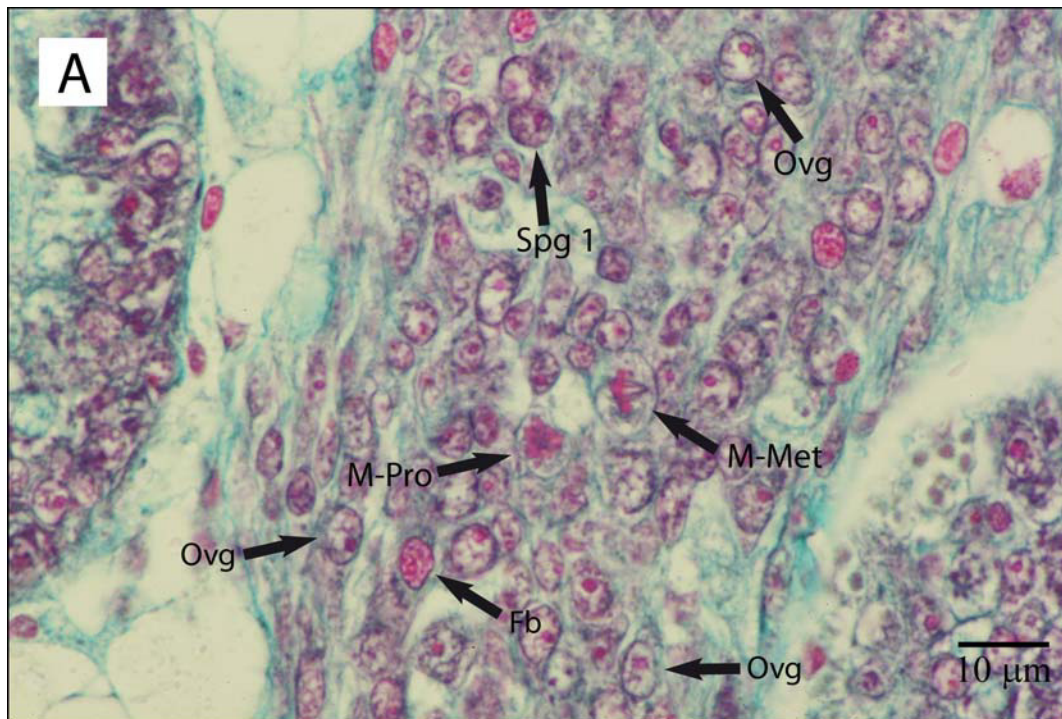


Fig. 5.3. Masa celular conjuntiva (MCC) en el interior del canal genital. Se señalan las espermatogonias primarias (Spg1), las ovogonias (Ovg), los fibroblastos (Fb) y las figuras de mitosis. Una mitosis está en profase (M-Pro) y la otra en metafase (M-Met); por el tamaño del espacio mitótico, estas mitosis pueden ser de espermatogonias primarias o de ovogonias.

Al principio de la formación de la MCC, las Ovg, además de proliferar, inician el proceso de meiosis, quedando frenadas en el estadio de profase de la Meiosis I (MeI); de hecho, hemos observado ovocitos previtelogénicos muy iniciales; en cambio, las Spg1 son más tardías en empezar la marcha de la formación de gametos.

5.5 Composición de la masa celular conjuntiva (MCC) en espermatogonias primarias y en ovogonias

Las Spg1 y las Ovg que pueblan la MCC surgen en oleadas de cohortes, y las cantidades numéricas de cada uno de estos tipos celulares pueden diferir bastante tanto en un individuo como entre individuos. Esta relación entre las cantidades de Spg1 y de Ovg que emergen en la MCC afecta decisivamente a la cuantía de las **series gametogénicas masculinas y femeninas** que va a desarrollar el molusco, lo que, a su vez, repercute globalmente en la cantidad de **fase sexual masculina y femenina** que finalmente tendrá el animal; es decir, en un individuo la carga de Spg1 y de Ovg que tiene la MCC determina el número de las series gametogénicas para cada uno de sus dos sexos, así como la cantidad de fase sexual masculina o femenina que producirá.

Como consecuencia de lo dicho, en los individuos de *Ostrea edulis* hemos encontrado las siguientes situaciones de predominio entre las fases sexuales masculina y femenina: a) individuos que muestran un predominio alto de la fase sexual masculina sobre la femenina. Esta condición ocurre principal y frecuentemente en animales juveniles que producen su primera gónada; b) moluscos donde ambas fases sexuales están cuantitativamente equilibradas; c) animales donde la fase sexual feme-

nina tiene un alto predominio sobre la masculina, generando así la percepción de que el molusco es una "**hembra pura**". Esta situación la hemos observado, en un porcentaje del **20%**, en individuos juveniles que hacen su primera gónada. Esta circunstancia de "hembra pura" no se opone a la realidad ambisexual del molusco, porque la fase sexual masculina, aunque muy escasa, está presente.

5.6 Espermatogénesis y serie gametogénica masculina

Una vez que las espermatogonias primarias (Spg1) y las ovogonias (Ovg) aparecen en la masa celular conjuntiva (MCC), que circula por el canal genital y por los folículos gonadales, parece que cada una de las células de estas estirpes celulares emprende una vida propia e independiente de las demás. Las espermatogonias primarias y las ovogonias son células que tienen un componente de inestabilidad que les hace desencadenar un proceso de evolución celular que resulta en la producción de células estables –los gametos–, que en el caso de las espermatogonias son los espermatozoides, y en el caso de las ovogonias son los huevos. El proceso de producción de espermatozoides a partir de una espermatogonia primaria se denomina **espermatogénesis**, y al de producción de huevos a partir de una ovogonia se le llama **ovogénesis**.

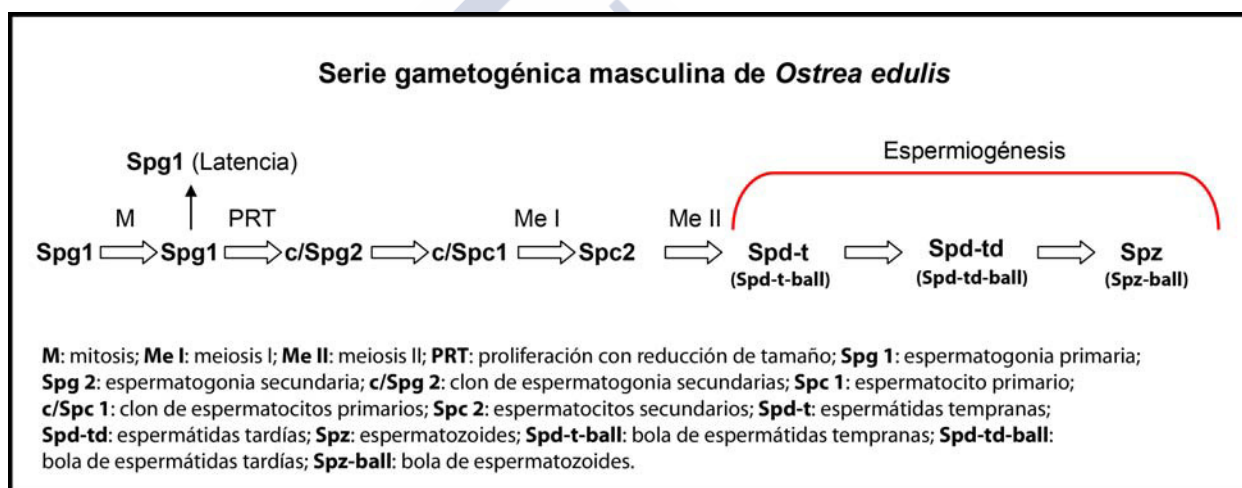


Figura 5.4. Esquema que ilustra las estirpes celulares y la secuencia de procesos celulares que se proponen para la espermatogénesis y el desarrollo de la serie gametogénica masculina (SG♂) de *Ostrea edulis*.

Cuando una espermatogonia primaria emprende una espermatogénesis produce lo que denominamos una **serie gametogénica masculina*** (SG♂). Una serie gametogénica masculina la inicia una espermatogonia primaria y finaliza con la producción de espermatozoides, y comprende, de forma secuencial, todas las estirpes celulares que surgen en la cadena de producción de los espermatozoides, así como todos los procesos celulares que intervienen. En un folículo gonadal hay tantas series gametogénicas masculinas como espermatogonias primarias que las producen, resultando que la relación es **1 espermatogonia primaria : 1 serie gametogénica masculina**. En la Figura 5.4 se ilustra con un esquema la serie gametogénica masculina que proponemos para la espermatogénesis de *Ostrea edulis* y que, a continuación, pasamos a describir.

La célula fundadora y productora de una serie gametogénica masculina (SG♂) es la espermatogonia primaria (Spg1), pero para que una Spg1 origine una SG♂ tiene que comprometerse a hacerlo, y antes de ello las Spg1 se multiplican por mitosis (Fig. 5.3) generando así un proceso de amplificación de las Spg1; además, incluso, las Spg1 pueden entrar en latencia; esta latencia hace que una fracción de las Spg1 pase desde una fase sexual masculina a la siguiente fase sexual masculina (Fig. 5.4 y 5.5 A).

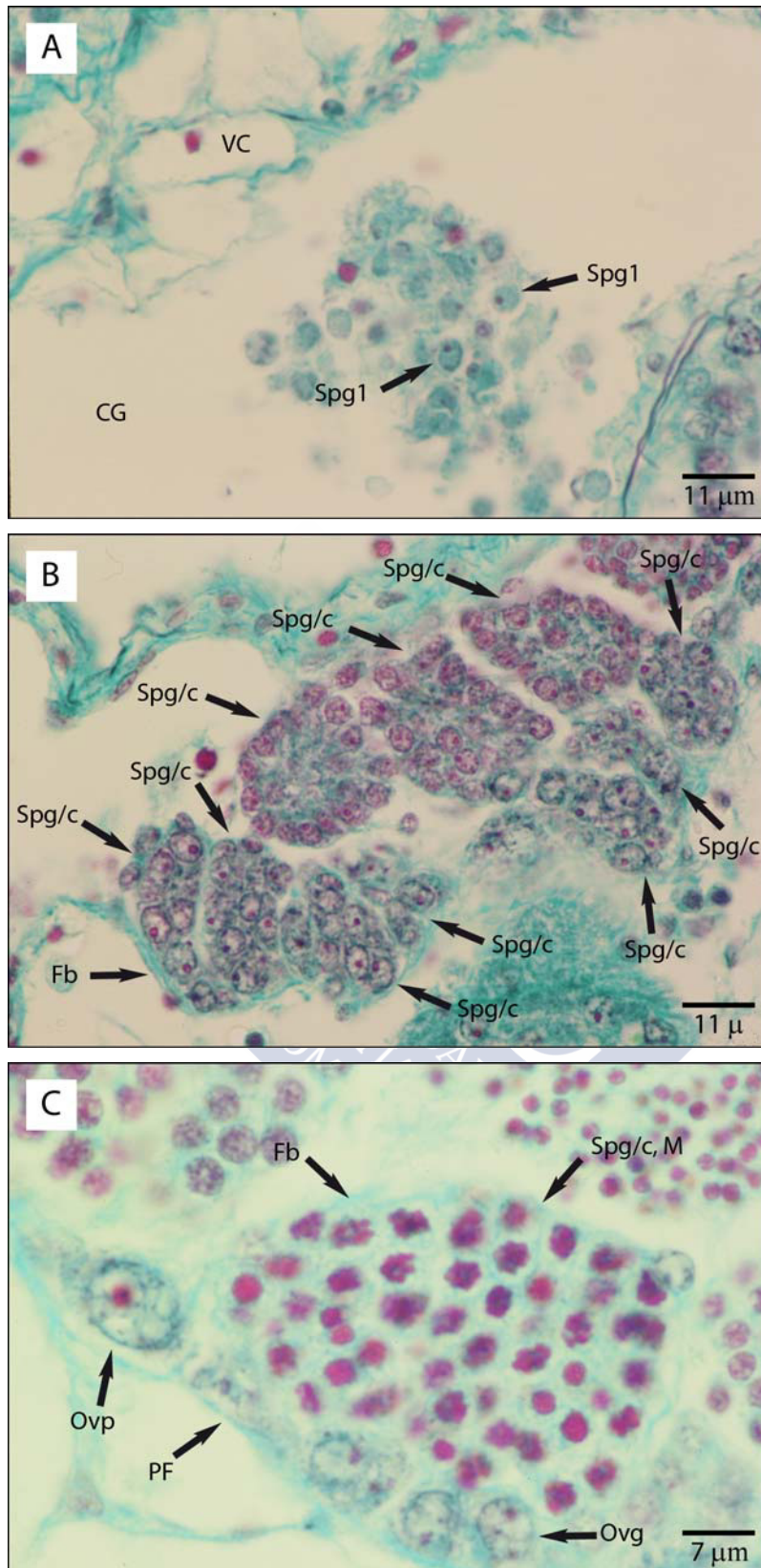


Fig. 5.5. **A.** Grupo de espermatogonias primarias (Spg1) en el canal genital (CG). **B.** Se muestran varios clones de espermatogonias secundarias (c/Spg2) en desarrollo que están haciendo proliferación con reducción de tamaño (PRT); nótese que estos clones están rodeados por fibroblastos (Fb). **C.** Se presenta un clon de espermatogonias secundarias (c/Spg2-M), en el seno de una PRT en formación, cuyas células están haciendo mitosis, nótese la sincronización de las mitosis en el seno del clon, la mayoría están en profase; asimismo, obsérvese que el clon está rodeado por fibroblastos (Fb); en la base del clon, y adheridos a la pared folicular (PF) se muestran ovogonias (Ovg) y un ovocito previtelogénico (Ovp).

Cuando una espermatogonia primaria (Spg1) se compromete a desarrollar una espermatogénesis y, por tanto, a originar una SG♂, el primer paso que realiza consiste en ejecutar una serie secuencial de mitosis de proliferación con reducción de tamaño, que denominamos **PRT (proliferación con reducción de tamaño)**. El proceso de PRT consiste en una secuencia de mitosis donde las células hijas de cada división, aún siendo espermatogonias, tienen menor tamaño que su progenitora, con lo cual se reduce progresivamente el tamaño de las células hijas. Así, después de un número de mitosis (8-10 divisiones) se produce un **clon de espermatogonias pequeñas** que contiene 256-1024 células, respectivamente. En cada mitosis, y desde la primera que realiza la Spg1 comprometida, las células hijas no se independizan (la citoquinesis es incompleta) sino que quedan unidas entre sí por puentes citoplasmáticos; de este modo, al final de una PRT se produce un conjunto de espermatogonias pequeñas, todas unidas entre sí, que denominamos clon de espermatogonias (Fig. 5.5 B). Cada espermatogonia que surge de un nivel numérico de mitosis en una PRT podríamos nombrarla secundaria, terciaria,..., y así sucesivamente, pero, para aligerar la nomenclatura, a todas las espermatogonias que se forman en una PRT, independientemente del nivel de mitosis donde surgen, las denominamos espermatogonias secundarias (Spg2), y al grupo final de espermatogonias pequeñas que produce una PRT lo denominamos **clon de espermatogonias secundarias (c/Spg2)**; queda aquí explicado el por qué a las espermatogonias primarias (Spg1) las nombramos así, y debíamos esta aclaración porque en epígrafes anteriores (epígrafe 4.1, 4.4, 5.1, 5.2, 5.3, 5.4, 5.5) hemos utilizado esta denominación para referirnos a tal estirpe celular sin explicar el por qué, y allí no se hizo porque el contexto del epígrafe no era el apropiado; las Figuras 5.1, 5.5B, 5.5C y 5.6 muestran procesos de PRT en diferentes estadios de desarrollo, así como clones de espermatogonias secundarias (Spg2). Acorde a lo expuesto, consideramos que en la serie gametogénica masculina sólo hay dos clases de espermatogonias: la **espermatogonia primaria (Spg1)** –fundadora de la serie– y las **espermatogonias secundarias (Spg2)**.

Cuando una PRT se está formando como consecuencia de las mitosis sucesivas que realizan sus Spg2, hay una sincronización muy alta entre las mitosis que realizan estas células, e incluso entre los estadios de cada una de las mitosis (Fig. 5.5 C).

Una **PRT** es iniciada por una Spg1 comprometida y, realmente, es un **proceso de amplificación** de espermatogonias, pero es un proceso de amplificación particular; y lo es porque parece que es un proceso que “conserva memoria” del número de mitosis que se realizan, de tal modo que después de un determinado número de mitosis, la siguiente división que harán las espermatogonias será **una meiosis**; o sea, finalizada una PRT, las espermatogonias producidas entran en meiosis, con lo cual la PRT es la antesala del proceso de meiosis. A las últimas espermatogonias producidas en una PRT que, en lugar de hacer una mitosis, entran en meiosis se las denomina **espermatoцитos primarios (Spc1)** cuando realmente han iniciado el proceso meiótico. Según esto, un clon de Spg2 (c/Spg2) deviene en un clon de **espermatoцитos primarios (c/Spc1)** (Fig. 5.4); un clon de Spc1 se muestra en la Figura 5.6.

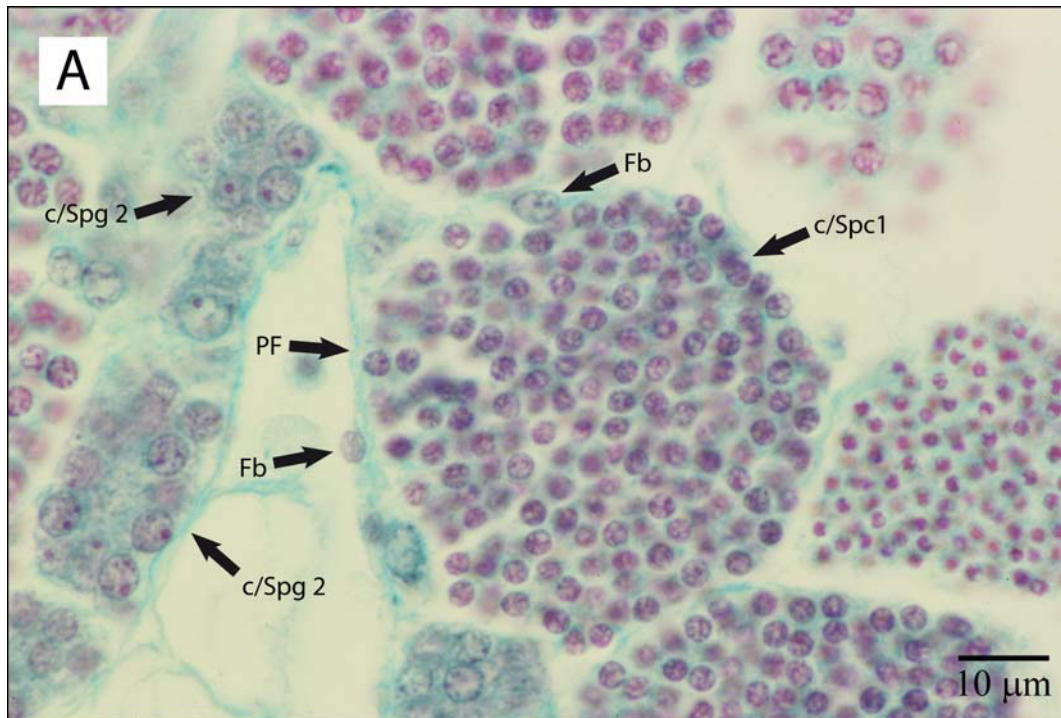


Fig.5.6. Clon de espermatocitos primarios (Spc1), y varios clones de espermatogonias secundarias (c/Spg2) que están iniciando su desarrollo. El clon de espermatocitos primarios está rodeado por fibroblastos (Fb). PF: pared folicular.

Cuando una Spg1 inicia la espermatogénesis inaugura la formación de una **estructura PRT** que se mantiene hasta la formación de los espermatozoides. Esta estructura se agranda conforme aumenta el número de Spg2, se mantiene y, además, evoluciona a medida que sus células experimentan el proceso meiótico y, finalmente, la espermiogénesis para producir los espermatozoides. Por tanto, una PRT es la unidad estructural y funcional de la espermatogénesis, es una estructura histológica independiente y transitoria en cuyo seno ocurre toda la espermatogénesis. La PRT tiene una forma, un aspecto, unos constituyentes celulares y un dinamismo celular. La forma es esférica o levemente elipsoidal, lo que hace que reciba el nombre de **bola** ("ball", inglés), aplicado a estadios avanzados de su desarrollo, hablándose entonces de "bola de espermátidas" (spermatid-ball) y de "bola de espermatozoides o de esperma" (sperm-ball), véanse las Figuras 5.1, 5.5 B, 5.5 C, 5.6, 5.7, 5.8, 5.9, 5.10, 5.11, y 5.14 A. Cuando una PRT se inicia, al principio su tamaño es pequeño y sus Spg2 son grandes, pero a medida que el número de sus Spg2 aumenta, éstas son más pequeñas y el tamaño de la PRT crece.

El aspecto de la PRT cambia conforme se transforman las células que la integran, y sus constituyentes son: a) las Spg2, que progresivamente aumentan su número, así como las células que secuencialmente derivan de ellas; b) una red laxa de fibroblastos; c) un material extracelular cementante.

En el seno de una PRT se desarrolla secuencialmente todo el dinamismo celular en que consiste la espermatogénesis, y esta estructura se mantiene cohesionada durante todo este proceso, en ningún momento se separan las células que la constituyen; a esta cohesión contribuyen: a) los puentes citoplasmáticos laxos (producidos por citoquinesis incompletas); b) la red tridimensional de fibroblastos que rodea y penetra en la estructura; c) un material acelular cementante que se dispone entre las células. La presencia de fibroblastos se muestra en las Figuras 5.5 B, 5.5 C, 5.6, 5.9 C.

Los tenues puentes citoplasmáticos que existen entre las células espermatogénicas de una PRT facilitan la comunicación intercelular y hacen que esta estructura se comporte como un **sincitio funcional**, lo que resulta en la sincronización celular de los procesos de la espermatogénesis (mitosis,

meiosis y espermiogénesis), hecho que se muestra en las Figuras 5.1, 5.5 B, 5.5 C, 5.6, 5.7, 5.8, 5.9, 5.10, 5.11, 5.14 A.

Cuando una Spg1 comprometida se divide para iniciar una PRT, las dos células hijas quedan unidas por puentes citoplasmáticos, y así ocurre en todas las divisiones subsiguientes. Estas comunicaciones citoplasmáticas se mantienen hasta la formación de los espermatozoides. Además, a partir de la división de la Spg1, las dos células hijas son rodeadas por fibroblastos, y conforme la PRT crece en número de Spg2, también lo hace la red fibroblástica que, a su vez, penetra en el interior de la PRT (Fig. 5.1, 5.5 B, 5.6). Parece que cada Spg1 tiene que hacer necesariamente una PRT, que genera un clon de **espermatoцитos primarios** (c/Spc1) con capacidad de realizar la meiosis; ya que no hemos visto meiosis de Spg1 ni de Spg2.

Cuando los espermatoцитos primarios (Spc1) finalizan la primera división meiótica (MeI), producen los **espermatoцитos secundarios** (Spc2), que rápidamente entran en la segunda división meiótica (Me II), por lo que son células difíciles de observar en los cortes histológicos de la gónada de *Ostrea edulis* (Fig. 5.8A y B). Como resultado de la MeII de los espermatoцитos secundarios se producen las **espermátidas tempranas** (Spd-t) (Fig. 5.9A, B y C), que experimentan un proceso de diferenciación, denominado **espermiogénesis**, que acaba originando los espermatozoides. Este proceso consiste en una serie secuencial de transformaciones morfológicas graduales que producen primeramente las **espermátidas tardías** (Spd-td) (Fig. 5.9C y D) y continúan para elaborar finalmente los gametos masculinos o espermatozoides (Spz) (Fig. 5.10, 5.11). La secuencia de estos procesos se ilustra con un esquema en la Figura 5.4.

Cuando una espermatogénesis es emprendida por una Spg1 comprometida, aún teniendo un tiempo de duración, no se detiene, no se frena, hasta culminar en la formación de la bola de espermatozoides (Sperm-ball o Spz-ball) al final de la cadena de producción en que consiste este proceso. La estructura de PRT se mantiene cohesionada durante todo el proceso hasta producir la bola de espermatozoides, en ningún momento, ni en ninguno de los estadios por los que pasa, se disocian sus células. Tampoco los espermatozoides se disocian de las Sperm-balls, sino que se mantienen cohesionados en el conglomerado mediante un material acelular cementante (Fig. 5.10, 5.11). Cuando el animal hace la puesta de la fase sexual masculina, los espermatozoides no se emiten individualmente, sino que se descargan en el formato de **bolas de espermatozoides (Sperm-balls)**.

Las PRTs se forman de modo independiente entre sí, y lo hacen allí donde hay Spg1 comprometidas que las originan. Se producen libres en la luz del canal genital y de los folículos gonadales y, también, próximas o adheridas a las paredes fibroblásticas del canal genital y de los folículos. Para que una Spg1 produzca una PRT no es necesario que esté adherida a una pared fibroblástica, ya sea del canal genital o de un folículo gonadal.

Conforme a lo expuesto hasta ahora en este epígrafe, podemos establecer la siguiente relación:

1 Spg1 : 1 Espermatogénesis : 1 PRT : 1 Bola espermática (Sperm-ball) : 1 Serie gametogénica masculina (SG♂)

El progreso de una espermatogénesis en el trayecto de una serie gametogénica masculina (SG♂) hacia la formación de una sperm-ball (bola espermática) lo denominamos **maduración** de la serie gametogénica. También, decimos que una serie gametogénica masculina está **madura**, que ha alcanzado la **madurez**, cuando se forma la sperm-ball, o sea, cuando la serie gametogénica llega al final de la espermatogénesis. De la población de Spg1 que en un momento dado tiene una gónada no todas se activan simultáneamente para formar PRTs, la producción de PRTs es un proceso gradual que se acelera, paulatinamente cada vez es mayor el número de Spg1 que entran a formar PRTs, por ello la maduración de la **fase sexual masculina*** es **gradual** y **progresiva**. Las Spg1 de

una fase sexual masculina no se agotan en formar PRTs, una fracción de ellas permanece inactiva y pasa a la fase sexual masculina siguiente, ya sea en el mismo ciclo reproductivo o en el siguiente. Hemos observado que en individuos de **3 meses** de edad las Spg1 ya tienen capacidad para producir PRTs.

5.6.1 Espermatogonias primarias y secundarias

Las **espermatogonias primarias** (Spg1) y las **ovogonias** (Ovg) se distinguen claramente, y se diferencian entre sí, desde que emergen en la masa celular conjuntiva (MCC), siendo limitados los casos de confusión entre Spg1 y Ovg. Se muestran imágenes de Spg1 en las Figuras 5.1, 5.2A, 5.3, 5.5A. Las Spg1 aparecen individuales en el canal genital (Fig. 5.3, 5.5A) y en los folículos gonadales (Fig. 5.1, 5.2A). Su tamaño varía entre 3 y 7 μm , siendo frecuente el de 5 μm ; tienen escaso citoplasma y la relación núcleo/citoplasma es alta; con la tinción tricrómica, el nucleoplasma es oscuro-denso, tiene finas hebras de heterocromatina cuya densidad llega a ser alta y contiene, al menos, dos nucleolos que se disponen separados y en la periferia del nucleoplasma. Cuando la sección histológica es favorable, se observa una pequeña mácula en la región yuxta-perinuclear del citoplasma (Fig. 5.2A); tal mácula podría corresponder a un cuerpo de Balbiani. Como ya hemos relatado (epígrafe 4.1) estos cuerpos contienen material determinante de línea germinal y se hacen visibles en ovogonias y, principalmente, en ovocitos. No es de extrañar que tales cuerpos también aparezcan en las Spg1, porque estas células son células de línea germinal que se originan durante la embriogénesis del animal y de allí proceden; sin embargo, parece que el material integrante de estos cuerpos se desvanece o desaparece durante la espermatogénesis y los espermatozoides ya no lo tienen, situación que no ocurre en el caso de las ovogonias ni de los ovocitos donde sí permanece.

Cuando una Spg1 se compromete a hacer una PRT aumenta de tamaño y emprende la producción de las **espermatogonias secundarias** (Spg2), que siempre permanecen en el interior de la PRT (Fig. 5.1, 5.5B, 5.6). Las primeras Spg2 que surgen en la PRT como resultado de las primeras mitosis son semejantes a las Spg1, e incluso se observa en ellas al menos un nucleolo; pero, conforme el número de mitosis aumenta las Spg2 disminuyen en tamaño, su citoplasma es muy escaso, el nucleoplasma deviene más oscuro y ya no se observan nucleolos. La última división mitótica en la PRT produce la última generación de Spg2 y, así, la PRT queda completa. Cuando la PRT está completa, sus Spg2 tienen un tamaño, pequeño y uniforme, en torno a los 2.5-3 μm de diámetro.

5.6.2 Espermatocitos primarios

La última división mitótica en la PRT produce la última generación de Spg2 y, así, la PRT queda completa. Cuando las Spg2 de una PRT completa inician el proceso de Meiosis, éstas células pasan a denominarse **espermatocitos primarios** (Spc1), y al conjunto lo denominamos **clon de espermatocitos primarios** (c/Spc1) (Fig. 5.6). En la PRT, la entrada de las Spg2 en meiosis y, por tanto, la formación de los Spc1 es un proceso que está muy sincronizado (Fig. 5.6). El tamaño de los Spc1 (2,5-3 μm de diámetro) es similar al de las últimas Spg2 de la PRT, pero su núcleo es diferente; como los Spc1 ya han iniciado la meiosis, han duplicado los cromosomas y éstos comienzan a hacerse evidentes, en un estadio que se denomina **preleptoteno**, esto da al núcleo un aspecto rojizo y denso (tinción tricrómica) donde los cromosomas comienzan a traslucirse.

5.6.3 Meiosis

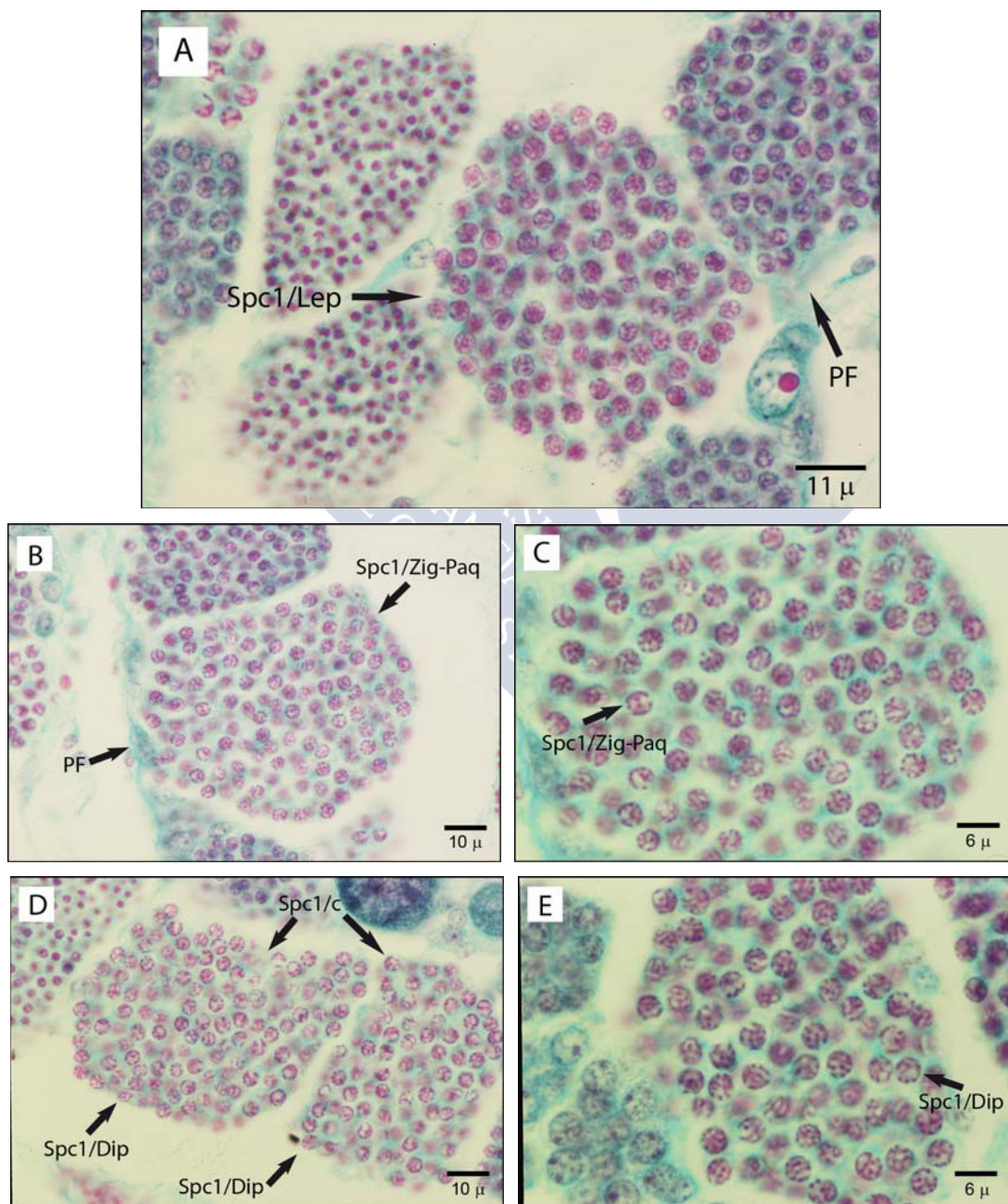
La entrada de los espermatocitos primarios en meiosis se distingue claramente del proceso de mitosis porque los cromosomas tienen aspecto filamentoso en lugar de esférico, que es como se presentan en la mitosis (profase). Cuando en el seno de un clon de espermatocitos primarios (c/Spc1) se desencadena el proceso de meiosis, el grado de sincronismo intercelular en su ejecución por parte

de estas células es muy alto, y lo es en todos y en cada uno de los estadios de la meiosis. Pasamos, a continuación, a describir la morfología citológica del proceso de meiosis en la espermatogénesis de *Ostrea edulis*.

La meiosis en la espermatogénesis de *Ostrea edulis* transita acorde al patrón ya conocido de este proceso, y en algunos estadios –como veremos– manifiesta una morfología particular. El proceso consiste en dos fases que, a su vez, están constituidas por estadios y subestadios; las fases son: la meiosis I y la meiosis II.

Meiosis I

La meiosis I consta de cuatro estadios: Profase, Metafase, Anafase y Telofase.



Profase I

1. Leptoteno.- Los cromosomas se hacen visibles y aparecen en filamentos largos. Los cromosomas homólogos todavía están desapareados. Los cromosomas se enortijan entre sí dando al núcleo un aspecto de cromatina reticular irregular (Fig. 5.7A).
2. Zigoteno.- Los cromosomas se acortan y engruesan. Los cromosomas homólogos están en proceso de apareamiento, hay porciones de cromosomas homólogos que ya están apareadas y otras todavía no lo están.
3. Paquiteno.- Los cromosomas se acortan y engruesan más. Los cromosomas homólogos han completado el apareamiento, o sea, han formado los divalentes y, a continuación, se producen las tétradas. Esto da al núcleo un aspecto radial. En microscopía óptica es difícil distinguir entre el estadio de zigoteno y un estadio de paquiteno inicial, aunque el estadio de paquiteno final sí se identifica bien. En este estudio reunimos los dos estadios y hablamos de los estadios zigoteno-paquiteno (Zig-Paq) (Fig. 5.7B y C).

4. Diploteno.- Los cromosomas se acortan más. Los cromosomas homólogos se repelen entre sí y se observan los **quiasmas** entre cromátidas homólogas. Esto hace que el aspecto radial del nucleoplasma se desvanezca y aparezcan "puntitos" que son las secciones de los cromosomas cortos y gruesos (Fig. 5.7D y E).
5. Diacinesis.- Los cromosomas de las tétradas aún se acortan más y éstas se desplazan hacia la membrana nuclear, situándose radialmente en la periferia del nucleoplasma. Como los cromosomas son gruesos sus secciones son "puntitos", y como se disponen radialmente, el conjunto produce una imagen que semeja la esfera de un reloj donde las secciones de los cromosomas serían las horas (Fig. 5.7F y G). En este subestadio la membrana nuclear comienza a romperse, en una preparación hacia el estadio de metafase que viene a continuación.

Metafase I

En este estadio desaparece la membrana nuclear y las tétradas de cromosomas homólogos se disponen en el plano ecuatorial de la célula. Los cromosomas dispuestos en el plano ecuatorial, junto con el huso acromático y los dos ásteres forman la **placa metafásica** (Fig. 5.7H e I). Las placas metafásicas son muy evidentes, los husos acromáticos son cortos y los cromosomas se condensan en el plano ecuatorial; esta condensación impide observar los cromosomas individualmente y tiene el aspecto de una "barra gruesa"; si la sección histológica pasa por el plano ecuatorial de esta "barra", entonces no se observan el huso acromático ni los ásteres, y los cromosomas, con una condensación menor, aparecen dispuestos en una figura circular levemente estrellada.

Anafase I

En este estadio se separan las tétradas de los cromosomas homólogos y cada cromosoma de una pareja de homólogos, consistente en dos cromátidas replicadas, emigra hacia cada uno de los dos polos del huso acromático; los cromosomas emigran a los polos en forma condensada. Hemos observado esta anafase, pero no la mostramos en este trabajo porque no disponemos de imágenes; es un proceso difícil de ver porque es rápido.

Telofase I

En este estadio los cromosomas, cada uno con dos cromátidas replicadas, alcanzan cada uno de los polos del huso acromático y se descondensan; aparece la membrana nuclear y se forman dos núcleos en un único citoplasma, cada uno de los núcleos ya es haploide porque ha finalizado la división reduccional del proceso de meiosis. A continuación comienza a producirse la citoquinesis, que no llega a completarse. Aquí finaliza la meiosis I.

Como resultado de la meiosis I, cada **espermatozocito primario** del clon de espermatozocitos primarios ha producido un citoplasma con dos núcleos haploides que no están individualizados en células independientes porque la citoquinesis es incompleta; cada uno de estos dos núcleos, con su cantidad de citoplasma, es un **espermatozocito secundario** (Spc2); todos los Spc2 que se forman continúan cohesionados en el conglomerado de la PRT formando una "bola de Spc2" (Fig. 5.8A y B).

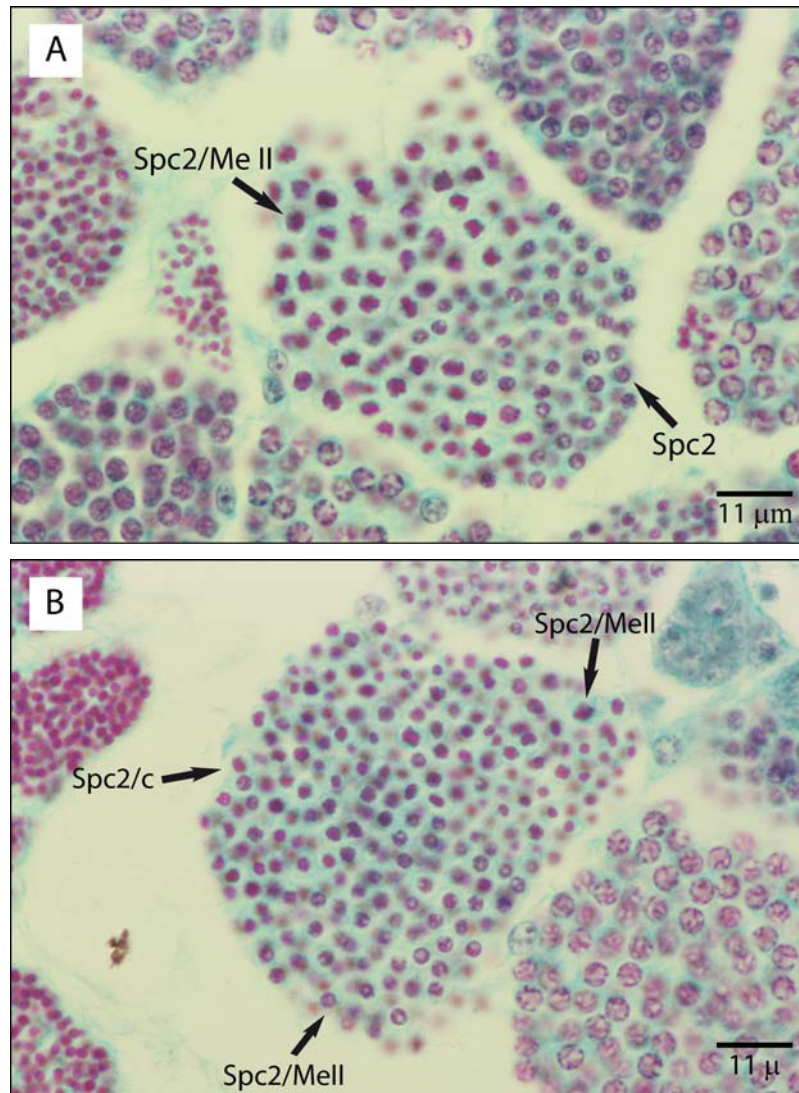


Fig. 5.8. **A.** Clon de espermatocitos secundarios (Spc2) iniciando la Meiosis II (Spc2/MeII). **B.** Clon de espermatocitos secundarios (Spc2/c) en Meiosis II (Spc2/MeII). De los estadios de la Meiosis II las figuras citológicas que más claramente se observan con microscopía óptica son las de metafase, obsérvense estas figuras en **A** y en **B**.

En *Ostrea edulis*, los **espermatoцитos secundarios** (Spc2) tienen una estabilidad suficiente que permite fijarlos y observarlos, por ello las "bolas de Spc2" se observan bien. La forma de los Spc2 es esférica y su diámetro está en torno a 1,8-2 μm ; tienen poco citoplasma, no se les observa nucleolo y su heterocromatina nuclear presenta una distribución en "rueda de carro" que los distingue claramente (Fig. 5.8A y B).

Meiosis II

Los **espermatoцитos secundarios** hacen la segunda fase de la meiosis, (Meiosis II). Esta segunda fase es semejante a una mitosis y consiste en cuatro estadios: Profase, Metafase, Anafase y Telofase, que no describimos porque son similares a los que ocurren en una mitosis y en *Ostrea edulis* no muestran ninguna particularidad significativa. Sólo decir que los procesos nucleares de estas mitosis discurren en un espacio celular de 2-2,5 μm , lo que hace difícil distinguir un estadio mitótico de otro, aún cuando se vea que la célula está en división. No obstante, el estadio de profase se discierne

bien, y aún más el estadio de metafase (Fig. 5.8A y B). Las placas metafásicas de las metafases que hacen los Spc2 son similares, pero más pequeñas, que las que hacen los Spc1 en la meiosis I.

Los Spc2, después de la metafase, ejecutan los estadios de anafase y telofase, y así finalizan la meiosis II. Cada Spc2, como resultado de la meiosis II, produce dos **espermátidas**, que consisten en dos núcleos con una cantidad de citoplasma cada uno porque la citoquinesis posterior a la mitosis es incompleta.

Como el proceso de meiosis está muy sincronizado en todos los Spc1, que constituyen la "bola de Spc1", así como en todos los Spc2, que componen la "bola de Spc2", como resultado se produce una "bola de espermátidas" (Fig. 5.9A, B y C); éstas espermátidas no se desprenden de la bola, y en ella hacen la espermiogénesis para generar los espermatozoides, como a continuación se describe.

Espermátidas y espermiogénesis

Las espermátidas son las células que surgen del proceso completo de meiosis y son producidas por los Spc2 cuando hacen la meiosis II. Estas espermátidas, mediante un proceso de **espermiogénesis** se diferencian en espermatozoides. Esta marcha de diferenciación está muy sincronizada en la bola de espermátidas, y en ella distinguimos dos estados de las espermátidas que denominamos: **espermátidas tempranas** y **espermátidas tardías**. La espermiogénesis es un proceso de diferenciación de las espermátidas mediante el cual se transforman en espermatozoides; en este proceso, las espermátidas no se dividen sino que experimentan una secuencia de transformaciones celulares que las convierte en espermatozoides; dos etapas notables de esta secuencia son la formación del acrosoma y la producción del flagelo.

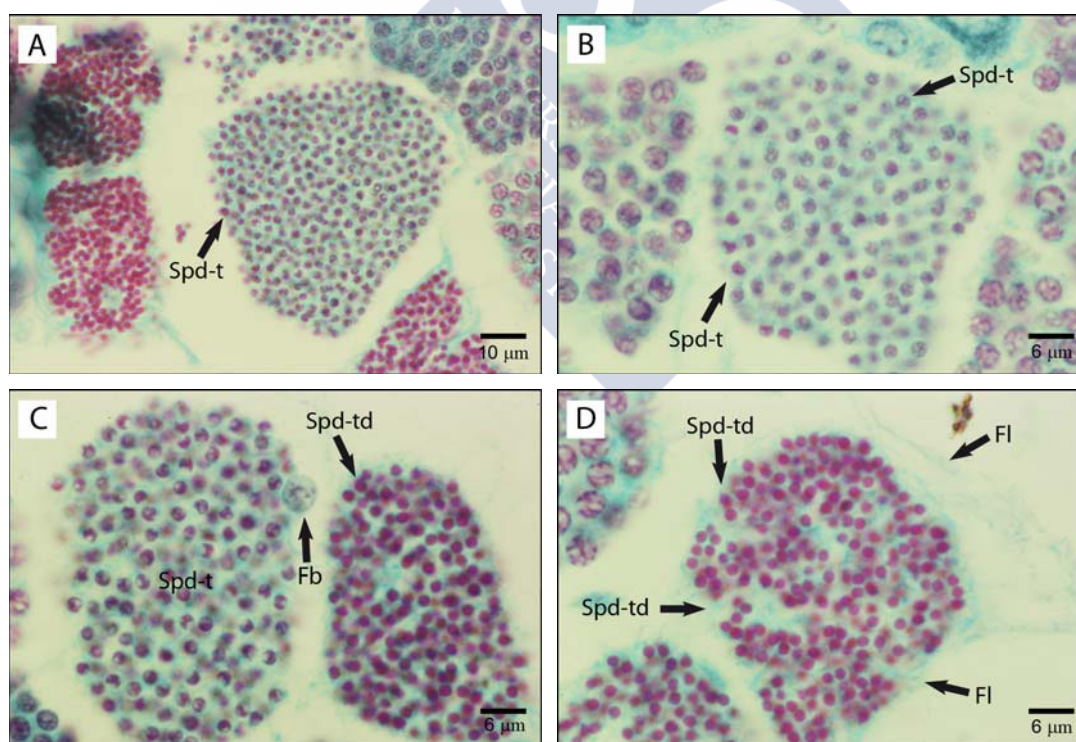


Figura 5.9. **A.** Clon o bola de espermátidas tempranas (Spd-t/c). **B.** Detalle de un clon de espermátidas tempranas (Spd-t/c); se señala la imagen citológica de una espermátida temprana (Spd-t). **C.** Se muestra un clon de espermátidas tempranas (Spd-t) y un clon de espermátidas tardías (Spd-td); se marca, en detalle, una espermátida tardía (Spdtd); se señala un fibroblasto (Fb) en la periferia del clon de espermátidas tempranas. **D:** clon de espermátidas tardías (Spd-td/c); se marcan, en detalle, una espermátida tardía (Spd-td) y las mechas de flagelos (FI) de estas espermátidas que surgen del clon.

1. **Espermátidas tempranas (Spd-t).**- Estas células son producidas directamente por los Spc2 en la meiosis II. Son células esféricas, no tienen acrosoma ni flagelo y su citoplasma es muy escaso; su tamaño es menor que el los Spc2 y es muy uniforme (diámetro: **1,6 μm**); el aspecto de su núcleo es muy similar al de los Spc2, porque su heterocromatina nuclear también presenta una distribución en "rueda de carro" que las identifica claramente; también se observa en el nucleoplasma un espacio claro en forma de menisco. (Fig. 5.9A, B y C). Estas células son las que realizan la espermiogénesis, y durante este proceso permanecen cohesionadas en la estructura de "bola".
2. **Espermátidas tardías (Spd-td).**- Llamamos espermátida tardía a un estado avanzado de diferenciación de la espermátida con características que se reflejan en su tinción y morfología, y son:
 - a) El núcleo reduce su tamaño y se condensa la cromatina, la combinación de estos dos hechos se plasma en la tinción del núcleo, que pasa de un gris-azulado a un rosa y rosa-intenso.
 - b) Aparece el flagelo, ya con una longitud considerable, y, en secciones favorables, se observa el inicio del acrosoma (Fig. 5.9C y D).

Espermatozoides

Los espermatozoides (Spz) son las células en que devienen las espermátidas cuando experimentan la espermiogénesis; son los gametos masculinos. Los espermatozoides ya formados no se desprenden de la bola, continúan cohesionados mediante un material acelular cementante y forman lo que se denomina **bola de espermatozoides, bola espermática y "sperm-ball"** (Fig. 5.10, 5.11). Cuando el molusco hace la puesta de la fase sexual masculina, descarga los espermatozoides al medio en el formato de bolas de espermatozoides sin que éstos se desprendan de las bolas.

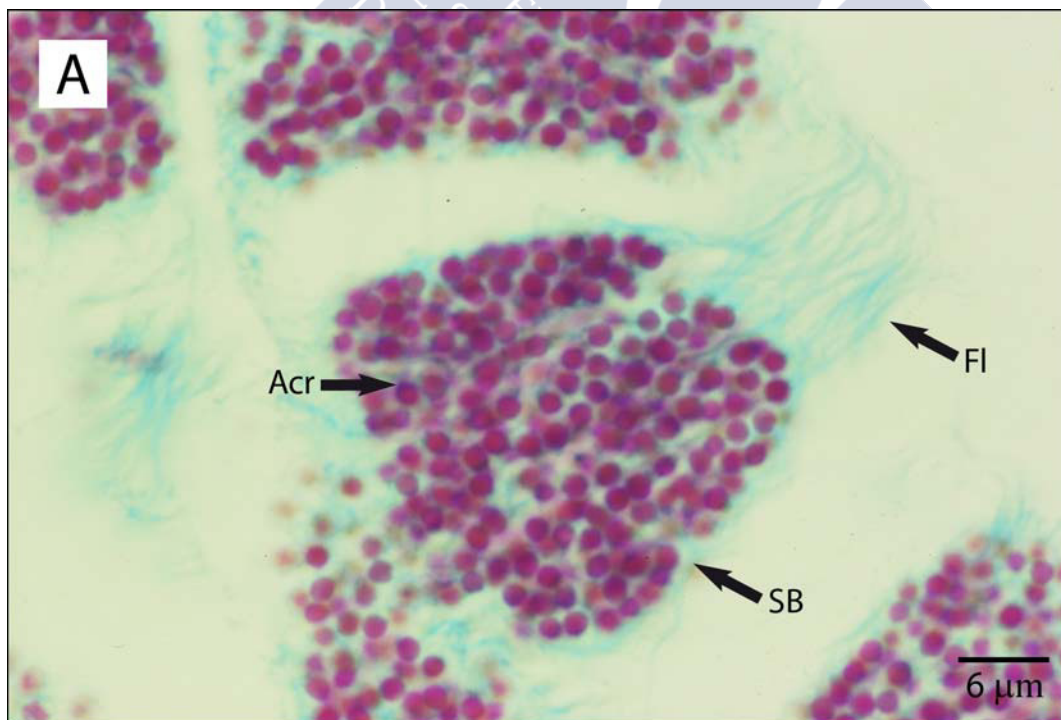


Fig. 5.10. Espermatozoides. La imagen muestra cinco bolas espermáticas ("Sperm-ball", SB). En la bola del centro de la imagen se señalan el acrosoma (Acr) de dos espermatozoides y las mechas de flagelos de los espermatozoides que surgen de la bola espermática.

La cabeza del espermatozoide la constituye el núcleo de la célula porque prácticamente no tiene citoplasma; de la cabeza surgen el acrosoma y el flagelo; la cabeza es esférica, levemente abellotada, y su tamaño está en torno a **1,3 μm** (longitud) x **1 μm** (anchura); el acrosoma es pequeño, corto, triangular y puntiagudo; el flagelo es largo, tiene una longitud en torno a **70 μm** (Fig. 5.10, 5.11). Con la tinción tricrómica, la cabeza tiñe en rosa-violeta, el acrosoma en negro y el flagelo en verde-azulado. Como los espermatozoides no se desprenden de la bola, los flagelos salen a su periferia y le dan un aspecto de esfera, o esfera ligeramente elipsoidal, decorada con penachos de flagelos. Cuando en la puesta las bolas de espermatozoides son descargadas al medio, los flagelos, que en el interior de la gónada son inmóviles, adquieren movilidad y propulsan, mueven, a las bolas. Cuando en la gónada la fase sexual masculina está madura, las bolas de espermatozoides se ubican en la luz del canal genital y en las luces de los folículos gonadales.

Los espermatozoides son las células finales y estables que resultan del proceso de espermatogénesis que emprende una espermatogonia primaria (Spg1). Recordemos cuando anteriormente explicamos que una Spg1 produce una bola que contiene entre 256-1024 espermatogonias secundarias (Spg2), lo que hace otros tantos espermatocitos primarios (Spc1); como cada Spc1, en la meiosis, produce cuatro espermátidas que, a su vez y mediante espermiogénesis, devienen en espermatozoides, tenemos que una espermatogonia primaria origina una bola espermática que puede contener entre 1024-4096 espermatozoides; aquí tenemos el proceso de amplificación que supone que una Spg1 emprenda un proceso de espermatogénesis.

5.7 Fagocitosis de espermatozoides

Los espermatozoides pueden ser fagocitados por hemocitos, la Figura 5.11 muestra una imagen de este fenómeno; en ella se observa un hemocito nucleado y el citoplasma de otro, y en este citoplasma se ven dos espermatozoides fagocitados. Los hemocitos no atacan a las bolas espermáticas pero sí lo hacen a los espermatozoides que se desligan de ellas.

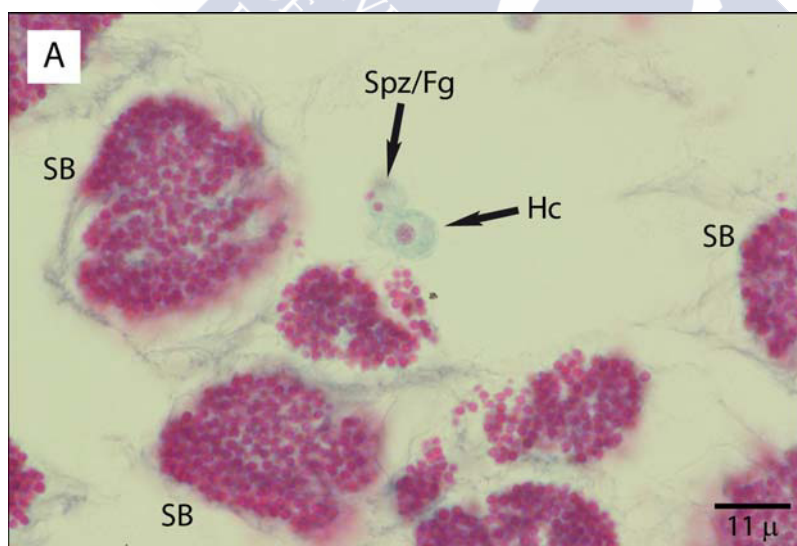


Fig. 5.11. Fagocitosis de espermatozoides por hemocitos. La imagen muestra varias sperm-ball (SB) y dos hemocitos (Hc). Se marca la fagocitosis de dos espermatozoides por un hemocito (Spz/Fg).

Hemos observado fagocitosis de espermatozoides en el canal genital y en los folículos gonadales; en ambos lugares, la población hemocitaria es pequeña cuando el molusco está produciendo la fase sexual masculina, y en este caso las fagocitosis son escasas; pero, después de la puesta de la fase sexual masculina, la población hemocitaria aumenta en el canal genital y en los folículos gonadales, y es cuando se produce mayor cantidad de fagocitosis de los espermatozoides que no fueron descar-

gados; esta fagocitosis se facilita porque las bolas espermáticas que no fueron emitidas experimentan degradación y se desprenden e individualizan sus espermatozoides.

5.8 Ovogonias, ovogénesis y serie gametogénica femenina

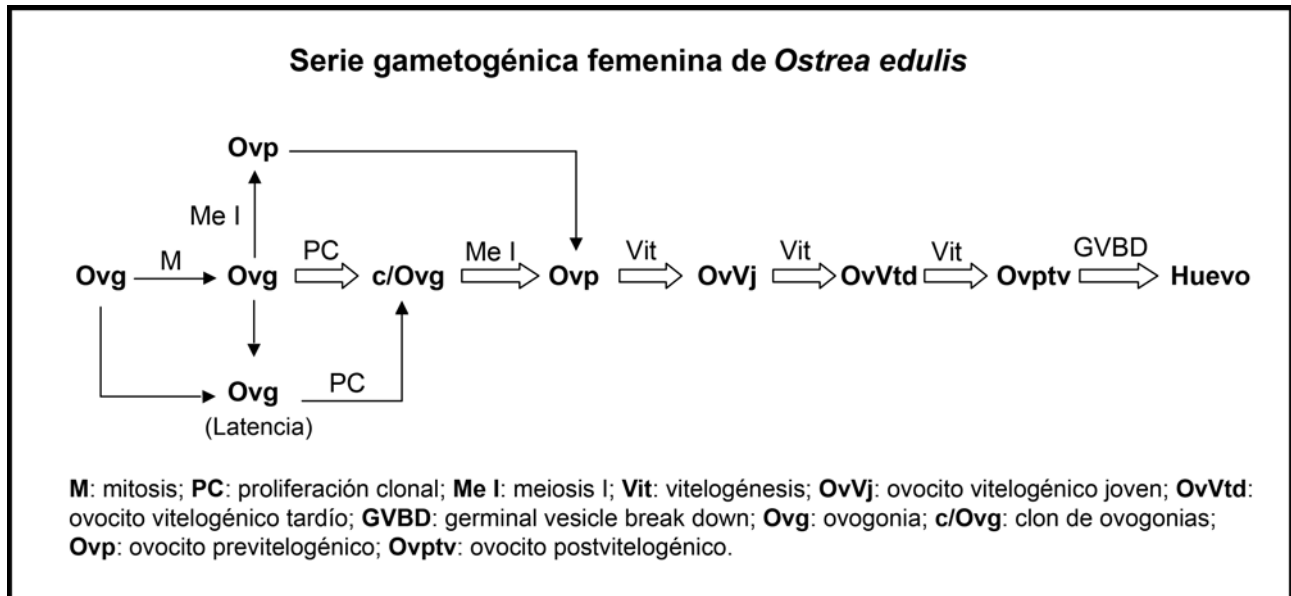


Fig. 5.12. Esquema que ilustra las estirpes celulares y la secuencia de procesos celulares que se proponen para la ovogénesis y el desarrollo de la serie gametogénica femenina ($SG_{\text{♀}}$) de *Ostrea edulis*.

En el epígrafe 5.1 expusimos que en la gónada de individuos de **3 meses** ya se observan **espermatoгонias primarias** (Spg1) y **ovogonias** (Ovg) en la masa celular conjuntiva (MCC) que transita por el canal genital y por los folículos gonadales ya formados y en formación; también alegamos que las Spg1 y las Ovg se identifican claramente y se distinguen entre sí. En el epígrafe 5.6 comentamos que cada una de las células de estas dos estirpes celulares emprende una vida propia e independiente de las demás. Al igual que las Spg1, las Ovg también son células inestables que desencadenan un proceso de evolución celular, denominado **ovogénesis**, que resulta en la producción de células estables que son los gametos femeninos o **huevos**.

5.8.1 Ovogonias

La población de Ovg aparece en la MCC (Fig. 5.3) y, seguidamente, las ovogonias se asientan individualmente en el canal genital y en los folículos gonadales (Fig. 5.1, 5.2B, 5.5C, 5.13, 5.14A-E, 5.15A y B). Allí donde se encuentren, las ovogonias evolucionan independientemente entre sí, y también lo hacen independientemente de las espermatogonias primarias; esto conduce a que los procesos de espermatogénesis y de ovogénesis también transcurren de modo independiente entre sí.

Las ovogonias (Fig. 5.1, 5.2B, 5.3, 5.13, 5.14A) tienen un diámetro celular de **4-7 μm** y la relación núcleo/citoplasma es alta; el núcleo tiene una membrana nuclear marcada, su nucleoplasma claro, prácticamente blanco, su heterocromatina es escasa y fibrilar, y tiene 2 nucleolos (a veces, según la sección, sólo se observa uno); tienen poco citoplasma y es agranular. Cuando las Ovg están en la MCC ocupan cualquier lugar en su seno, pero, paulatinamente, tienden a adherirse a la pared fibroblástica del canal genital y de los folículos gonadales, siendo esta tendencia mayor que la que muestran las espermatogonias primarias.

A las ovogonias se les adhieren fibroblastos procedentes de la MCC (Fig. 5.1, 5.15A), cosa que nunca les ocurre a las Spg1 ni a las Spg2; posiblemente, serán estos fibroblastos los que devendrán posteriormente en células auxiliares de los ovocitos.

5.8.2 Ovogénesis y serie gametogénica femenina

La **ovogénesis** es el proceso mediante el que una **1 ovogonia produce 1 huevo** (la relación es 1:1), y en esta marcha ocurren dos subprocesos que están coordinados, y son: la meiosis y la vitelogénesis. Cuando una ovogonia emprende una ovogénesis produce lo que denominamos una **serie gametogénica femenina*** (SG♀). Una serie gametogénica femenina la inicia una ovogonia y finaliza con la producción de un huevo, y comprende los procesos de meiosis y de vitelogénesis. En un folículo gonadal hay tantas series gametogénicas femeninas como ovogonias que las producen, resultando que la relación es **1 ovogonia : 1 serie gametogénica femenina**. En la Figura 5.12 se ilustra con un esquema la serie gametogénica femenina que proponemos para la ovogénesis de *Ostrea edulis* y que, a continuación, pasamos a describir.

La célula fundadora y productora de una **serie gametogénica femenina** (SG♀) es la ovogonia, y lo es tanto en el juvenil, que hace su primera fase sexual femenina, como en las siguientes fases sexuales femeninas que producirá el animal en su ciclo de vida. Tanto en los juveniles como en los adultos no se ha observado una célula germinal anterior a la ovogonia de la que ésta derive; si tal célula existe debe hallarse durante la embriogénesis del molusco.

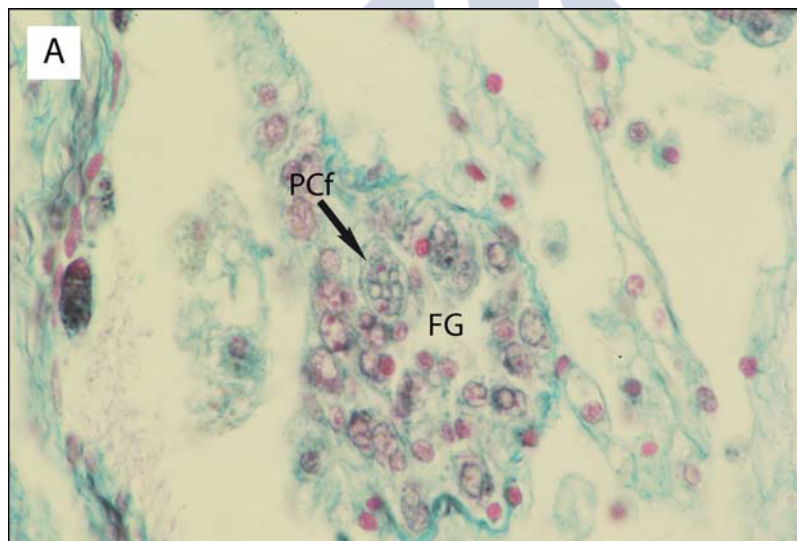
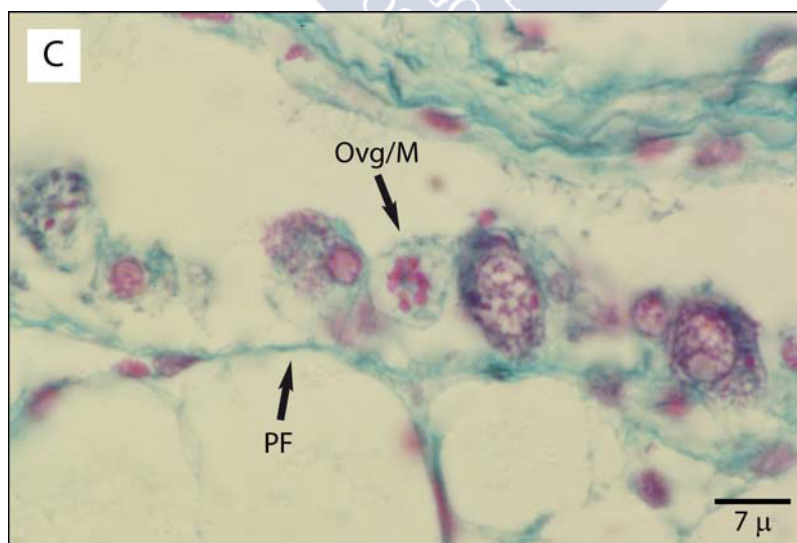
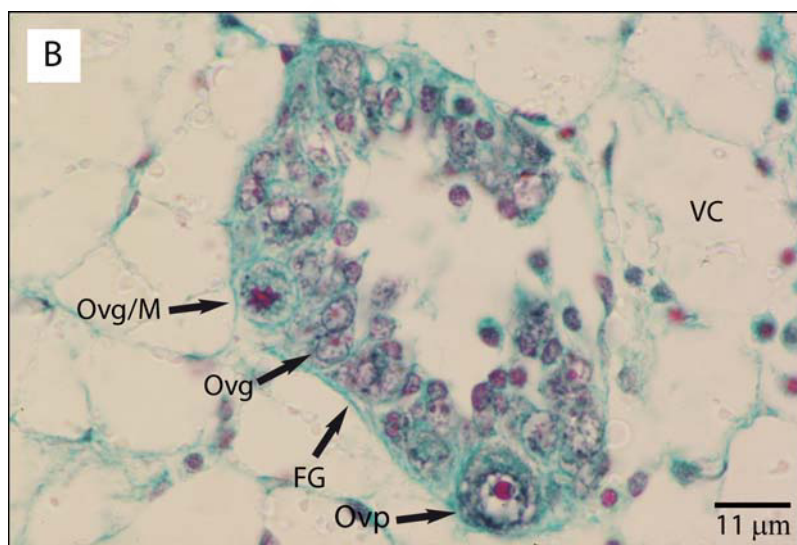
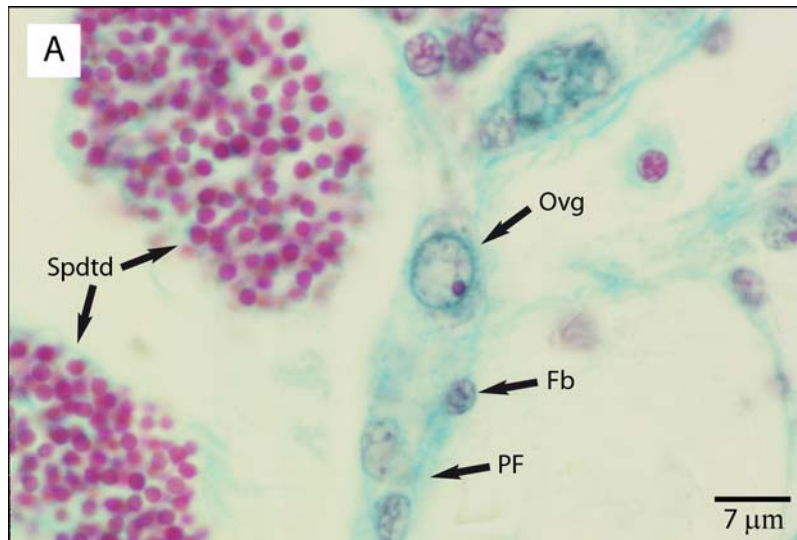


Fig. 5.13. Proliferación clonal fracasada de una ovogonia (PCf) en el interior de un folículo gonadal (FG).



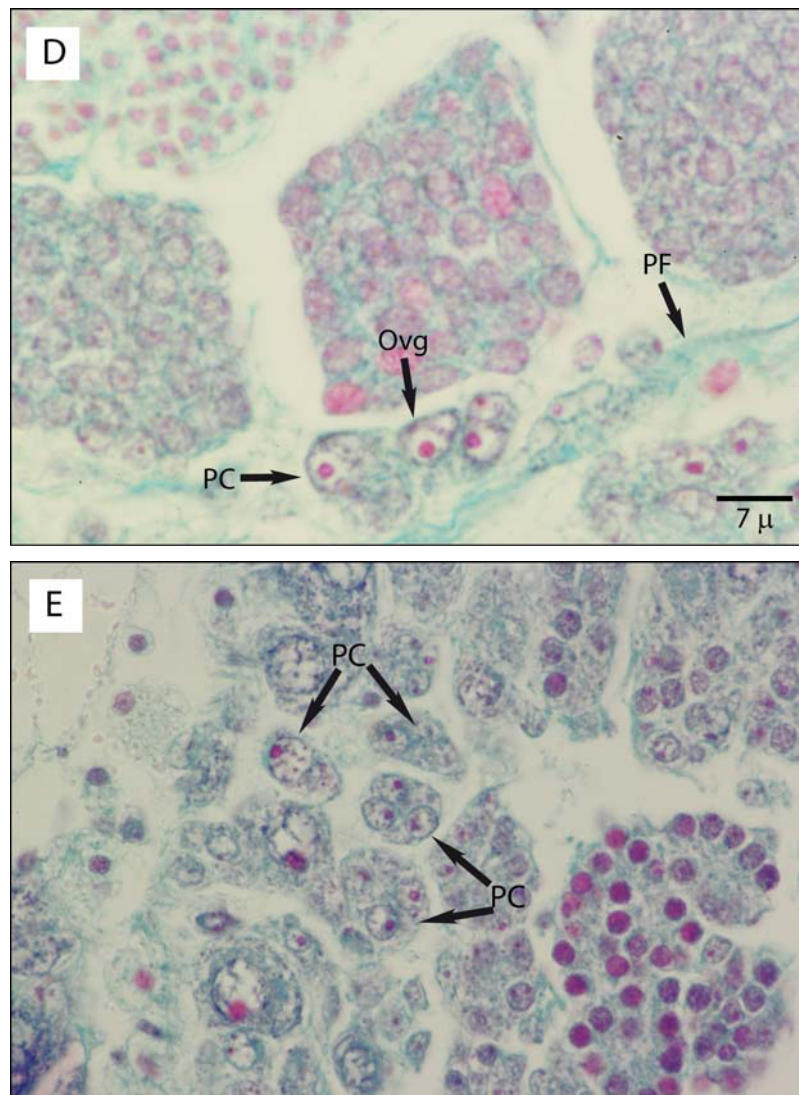


Fig. 5.14. **A.** Ovogonia (Ovg) adherida a la pared folicular (PF) donde se marcan los fibroblastos (Fb) de la misma; también se señala un clon de espermatidas tardías (Spd-td). **B.** Mitosis (profase) de una ovogonia adosada a la pared folicular de un folículo gonadal (FG); también se marcan ovogonias (Ovg) y un ovocito previtelogénico (Ovp). **C.** Mitosis (profase) de una ovogonia (Ovg/M) próxima a la pared folicular (PF). **D.** Clon de ovogonias (Ovg) producido por una proliferación clonal (PC); se marca la pared folicular (PF). **E.** Proliferaciones clonales de ovogonias (PC).

Para que una ovogonia origine una SG ♀ tiene que comprometerse a hacerlo, y antes de ello la mayoría de las ovogonias se multiplican por mitosis (Fig. 5.3, 5.14B y C), generando así un proceso de amplificación de las ovogonias; además, incluso, las ovogonias pueden entrar en latencia; esta latencia hace que una fracción de las ovogonias pase desde una fase sexual femenina a la siguiente fase sexual femenina (Fig. 5.12).

Las ovogonias proliferan mediante dos procesos que denominamos: **proliferación independiente** (PI) y **proliferación clonal** (PC). En la **proliferación independiente**, las ovogonias hacen mitosis independientes entre sí y las células hijas no reducen su tamaño ni se adosan entre sí; cuando las ovogonias hacen PI aún no están comprometidas a hacer ovogénesis (Fig. 5.12). La proliferación clonal es una proliferación por mitosis que hace una ovogonia comprometida a hacer ovogénesis; la ovogonia, antes de iniciar la meiosis I, desarrolla un proceso de divisiones mitóticas donde las células hijas, que a su vez hacen mitosis, no reducen su tamaño pero quedan adosadas entre sí; como resultado de este proceso surge un grupo, colonia o nido de ovogonias, todas iguales a la ovogonia

original que inició el proceso, que denominamos **clon de ovogonias** (c/Ovg) (Fig. 5.12) (Fig. 5.14D y E). La PI no genera un clon de ovogonias, sólo produce dos ovogonias hijas individuales por cada ovogonia madre; en cambio, la PC sí produce un clon de ovogonias hijas, adosadas entre sí, por cada ovogonia madre. Cuando observamos una mitosis atribuible a una ovogonia, no podemos predecir con certeza si ésta célula hace una proliferación independiente (PI) o emprende una proliferación clonal (PC); sin embargo, acorde a lo que hemos visto repetidamente en las preparaciones, cuando la mitosis ocurre en el seno de la masa celular conjuntiva (MCC) (Fig. 5.3) es probable que se trate de una PI, en cambio, cuando la mitosis la hace una ovogonia adosada a la pared folicular de un folículo gonadal (Fig. 5.14B y C) es probable que la ovogonia acometa una PC. Cuando una ovogonia realiza una proliferación clonal las células hijas resultantes de las mitosis permanecen adosadas entre sí y, además, se observa una cinta fina de material cementante alrededor del clon que contribuye a mantenerlo (Fig. 5.14D y E). A veces, la proliferación clonal de una ovogonia fracasa y el clon no sigue adelante; ocurre cuando el clon tiene pocas células y deviene en una estructura atrofiada que acaba degenerando y se reabsorbe (Fig. 5.13).

Al contrario de lo que ocurre en las PRTs que realizan las espermatogonias primarias, el número de divisiones mitóticas en el seno de una proliferación clonal de ovogonias es pequeño (4-5 mitosis), y, además, las ovogonias hijas no reducen su tamaño. Realizadas estas mitosis, todas las ovogonias del clon entran simultáneamente en meiosis. Por el aspecto morfológico que presentan las ovogonias en las proliferaciones clonales y por el acompasamiento de los procesos celulares que en ellas ocurre, parece que una proliferación clonal se comporta como un **sincitio funcional**; y esto se observa bien porque las ovogonias de una PC entran en meiosis simultáneamente y la desarrollan de forma sincronizada.

En cuanto al inicio de la ovogénesis por las ovogonias hemos observado dos situaciones (Fig. 5.12): a) las ovogonias entran individualmente en meiosis (Fig. 5.15A); b) las ovogonias antes de entrar en meiosis realizan una proliferación clonal (PC) y, a continuación, todas las ovogonias del clon entran sincronizadamente en meiosis (Fig. 5.15B), siendo esta situación la más frecuente.

5.8.2.1 Meiosis, vitelogénesis y cuerpos de Balbiani

Meiosis: inicio del proceso

Cuando una ovogonia comprometida entra en meiosis recibe el nombre de **ovocito primario** (Ovp, Fig. 5.12), situación que se corresponde con la de espermatocito primario en el caso de la espermatogénesis; por tanto, realmente, las ovogonias que están haciendo meiosis, ya sea de modo independiente (Fig. 5.15A) o en el seno de una proliferación clonal (Fig. 5.15 B) son **ovocitos primarios** (Ovp). Como una proliferación clonal (PC) la hace una ovogonia originando un clon de ovogonias, y como seguidamente todas las ovogonias del clon entran sincronizadamente en meiosis, al final lo que se produce es **un clon de ovocitos primarios** (Fig. 5.15B).

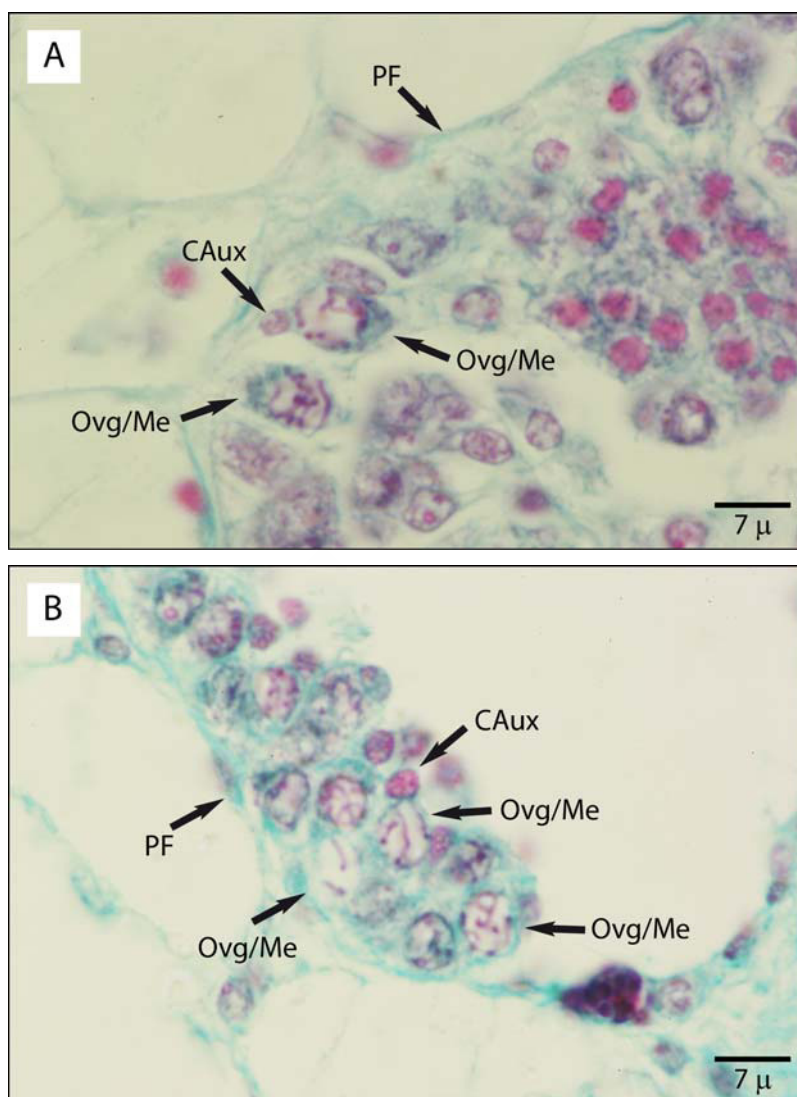


Fig. 5.15. **A.** Meiosis de ovogonias individuales (Ovg/Me) en el estadio de Zigoteno-Paquiteno de la Meiosis I; se señalan la pared folicular (PF) del folículo gonadal y una posible célula auxiliar (CAux). **B.** Clon de ovogonias, surgido de una proliferación clonal, cuyas ovogonias han entrado sincronizadamente en meiosis, todas las ovogonias están en el estadio de Zigoteno-Paquiteno de la Meiosis I (Ovg/Me); se señala la pared folicular (PF) del folículo gonadal y una posible célula auxiliar (CAux).

Los ovocitos primarios (Ovp) inician la meiosis I, y del estadio de **profase** realizan los subestadios de leptoteno, zigoteno-paquiteno, diploteno y diacinesis; no llegan a la metafase porque la meiosis queda detenida en **diacinesis**, siendo ésta la **primera frenada meiótica** de las dos que experimenta el ovocito durante su evolución. Adelantamos que el ovocito de *Ostrea edulis*, en todo su desarrollo y hasta que deviene en **huevo**, no finaliza la meiosis I. Describimos a continuación los subestadios de la profase, donde, como corresponde, en ninguno de ellos desaparece la membrana nuclear, el núcleo siempre conserva su integridad:

1. Leptoteno.- Al iniciar la meiosis, el ovocito primario (Ovp) aumenta de tamaño, el núcleo es grande y el citoplasma es escaso; el nucleoplasma es claro; aparecen los cromosomas, que son filamentos largos, finos y curvados que, a veces, se enmadejan; se observa el nucleolo.
2. Zigoteno-paquiteno.- Describimos conjuntamente estos dos subestadios porque con microscopía óptica es difícil diferenciarlos entre sí. El nucleoplasma continúa claro; los cromosomas engruesan y se acortan, y se observan sus contactos con la membrana nuclear; el nucleolo permanece.

3. Diploteno.- Los cromosomas se acortan y engruesan más; el nucleoplasma permanece claro; continúa observándose el nucleolo.
4. Diacinesis.- Los cromosomas prácticamente se desvanecen, de ellos sólo se observan unos cuerpos esféricos pequeños, o "puntitos", que aparecen en el nucleoplasma y, a veces, adosados a la cara interna de la membrana nuclear (Fig. 5.18B), llamamos a estos cromosomas **cromosomas diacinéticos** (CrD). Cuando la sección es favorable, los CrDs se observan en los ovocitos previtelogénicos y en los postvitelogénicos (Fig. 5.18B).

Cuando el ovocito primario (Ovp) está en **diacinesis** detiene la meiosis I, siendo ésta la **primera frenada meiótica** del ovocito. Conforme a la información disponible, los ovocitos de los organismos que se reproducen sexualmente realizan la primera frenada meiótica en el subestadio de **diacinesis** de la profase de la meiosis I (Fig. 5.20) (Greenstein, 2005; Masui & Clarke, 1979; Masui, 1985; Masui, 2001; Mehlmann, 2005, revisión), y aquí mostramos que también lo hacen así los ovocitos de *Ostrea edulis*. El ovocito frenado en diacinesis puede permanecer un tiempo prolongado en este subestadio, prolongación temporal que, según la especie, dura días, meses e incluso años; esta situación de permanencia prolongada en diacinesis se denomina **dictioteno**. El dictioteno no es un estadio ni subestadio de la meiosis, sino que es un estado, un estado de persistencia del ovocito frenado en diacinesis; al ovocito que está en esta situación se le llama **ovocito dictioténico**.

En *Ostrea edulis*, los ovocitos dictioténicos acometen el proceso de vitelogénesis y aquí, antes de continuar, conviene precisar y aclarar la terminología al uso en la bibliografía para denominar a los ovocitos, así como especificar la que a este respecto utilizamos en este estudio; veamos:

- a) **Ovocito primario**.- Es un ovocito que está realizando la meiosis I; es un concepto relativo al proceso de meiosis.
- b) **Ovocito dictioténico**.- Es un ovocito que está detenido en su primera frenada meiótica, tiene la meiosis I frenada en el estadio de profase y subestadio de diacinesis; es un concepto referente a la persistencia temporal del ovocito en su primera frenada meiótica.
- c) **Ovocito previtelogénico**.- Es un ovocito dictioténico que aún no ha iniciado la vitelogénesis; es un concepto relativo al proceso de vitelogénesis que realiza el ovocito.
- d) El ovocito realiza toda la vitelogénesis, hasta finalizarla, siendo un ovocito primario y, también, dictioténico.
- e) Durante el curso de la vitelogénesis, el ovocito, como veremos, recibe varias denominaciones según el grado de progresión del proceso; así, tenemos: ovocitos previtelogénicos, vitellogénicos y postvitellogénicos.
- f) En este estudio utilizamos la abreviatura Ovp para referirnos tanto al **ovocito primario** como al ovocito previtelogénico (Fig. 5.12), en adelante la empleamos para designar al ovocito previtelogénico.

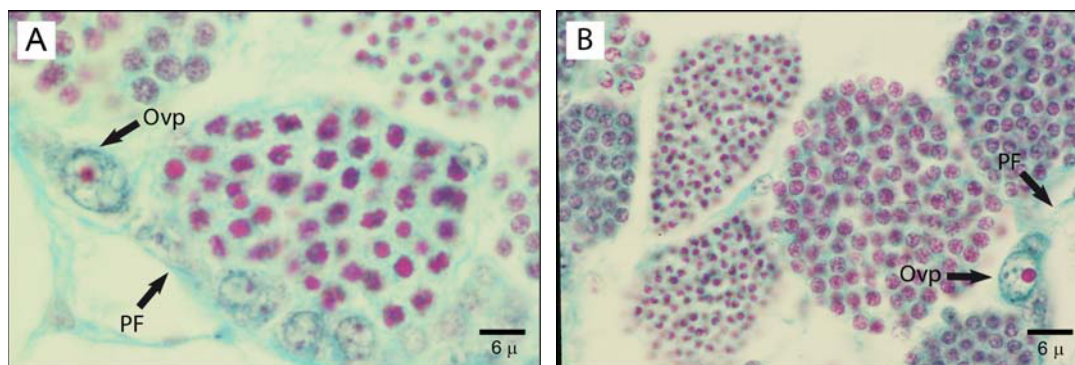


Fig. 5.16. A y B. Ovocitos previtelogénicos (Ovp). PF: Pared Folicular

Se muestran imágenes de ovocitos previtelogénicos (Ovp) en las Figuras 5.5C, 5.14B, 5.16A y B, 5.17B, 5.18A. Los **ovocitos previtelogénicos** que observamos en la gónada de *Ostrea edulis* provienen de dos fuentes (Fig. 5.12): **a)** de **ovocitos primarios** independientes que iniciaron la meiosis; **b)** de ovocitos primarios que se formaron en un clon de ovogonias resultante de una proliferación clonal y que, seguidamente, entraron en meiosis, siendo esta situación la más frecuente. Cuando en una proliferación clonal, los ovocitos devienen dictioténicos, se desgajan del clon y, también, se hacen independientes entre sí. Como resultado de ambas situaciones, al final lo que tenemos en la gónada son ovocitos previtelogénicos independientes; estos ovocitos, aún cuando sean vecinos, inician una vida independiente entre sí y, la mayoría, si no lo están ya, se adhieren a la pared fibroblástica de los folículos gonadales o del canal genital. Seguidamente, estos ovocitos emprenden la vitelogénesis.

Vitelogénesis

En el proceso de vitelogénesis los ovocitos dictioténicos producen el vitelo; acorde al progreso de este proceso distinguimos varios estados de desarrollo de los ovocitos, que son:

1. **Ovocitos previtelogénicos (Ovp).**- Estos ovocitos aún no hacen vitelo ni forman la envoltura vitelina (EV); su tamaño es un poco mayor que el de las ovogonias, tienen un diámetro en torno a 9-10 μm ; su forma es redondeada o suavemente elipsoidal, ya que aún no se han aplanado contra la pared folicular; el citoplasma es muy escaso; el núcleo es grande, prominente (6-7 μm), el nucleoplasma es claro y la mayoría de la cromatina está descondensada; el nucleolo o los nucleolos (a veces se observan dos) aumentan de tamaño, siendo mayor que el de las ovogonias. Cuando sólo se observa un nucleolo ocupa la posición central del nucleoplasma o está ligeramente desplazado; cuando se ven dos nucleolos, se disponen en la periferia del nucleoplasma, en lugares opuestos y distantes entre sí; cuando la sección es favorable, en el nucleoplasma se observan los cromosomas diacinéuticos. A partir de este estado de desarrollo del ovocito, a su núcleo también se le llama **vesícula germinal** (Fig. 5.5C, 5.14B, 5.16A y B, 5.17B, 5.18A). Dos realidades aparecen con los ovocitos previtelogénicos, y son:
 - a) Las **células auxiliares.**- Son células que se observan adheridas íntimamente a la periferia de los Ovp y de los ovocitos vitelogénicos jóvenes (Fig. 5.17A); no hay certeza acerca de la función de estas células respecto de los ovocitos, aunque, en el caso de *Pecten maximus*, se les han atribuido funciones en la vitelogénesis (Dorange & Le Pennec, 1989). En este estudio, también hemos observado este tipo de células en las siguientes situaciones: **a)** adheridas a la membrana celular de las ovogonias (Fig. 5.1); **b)** adosadas a ovocitos primarios individuales que están en meiosis (Fig. 5.15A); **c)** asociadas a ovocitos primarios que están haciendo meiosis en el seno de una proliferación clonal (Fig. 5.15B). Opinamos que estas células son un tipo de **fibroblasto**, perteneciente a la masa celular conjuntiva (MCC), que

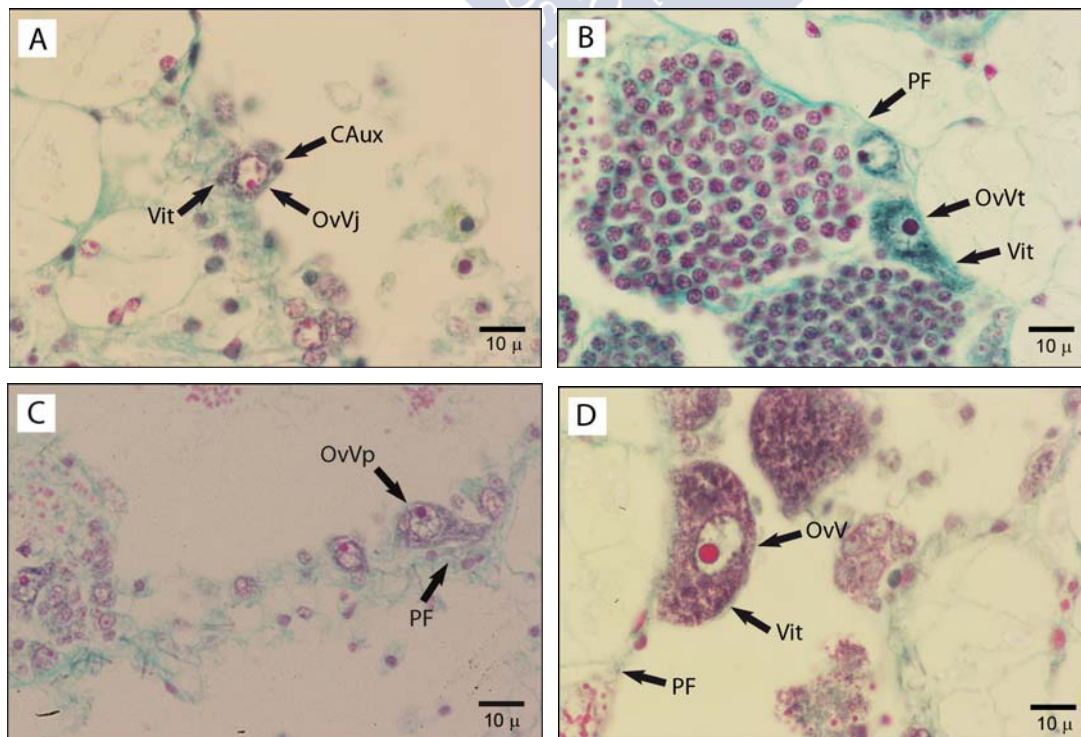
establecen una relación funcional con las ovogonias, continúan con ella durante la meiosis de los ovocitos primarios y la mantienen con los ovocitos durante la vitelogénesis.

- b) Los **cuerpos de Balbiani**.- Ya en los ovocitos previtelogénicos se observan los cuerpos de Balbiani (epígrafe 4.1); aparecen, según la sección, como corpúsculos redondeados o alargados, teñidos de rosa-violeta intenso, que se sitúan en la región yuxtaperinuclear del citoplasma (Fig. 5.18A). Si las secciones son favorables, estos cuerpos se demuestran durante toda la vitelogénesis, y aumentan de tamaño conforme lo hace el ovocito, si bien, se manifiestan claramente en los ovocitos postvitelogénicos (Fig. 5.18A y B).

2. **Ovocitos vitelogénicos**.- Se denominan así a los ovocitos que están haciendo el vitelo, recordemos que son ovocitos dictioténicos. Aquí hemos de decir que así como una espermatogonia sólo tiene una tarea, consistente en hacer la meiosis y producir los espermatozoides, una ovogonia tiene dos, que son: a) hacer la meiosis, y b) realizar la vitelogénesis para producir el vitelo, y ambas tareas tienen que ser coordinadas secuencialmente; si esta coordinación no ocurre, el ovocito aborta y entra en **atresia fisiológica**.

Durante la vitelogénesis, el ovocito continúa siendo dictioténico y, progresivamente, hace cuatro labores destacadas: **a)** produce el vitelo; **b)** fabrica la envoltura vitelina (EV); **c)** el nucleolo aumenta y disminuye de tamaño, hasta que prácticamente desaparece, es decir, el nucleolo experimenta una transformación; y **d)** el ovocito aumenta de tamaño hasta adquirir su tamaño final.

La transformación del nucleolo ocurre porque esta organela sintetiza el ARN-ribosómico necesario para la producción de la elevada cantidad de ribosomas que se requiere durante la vitelogénesis. La vitelogénesis es un proceso de intensa actividad biosintética que precisa de ribosomas, y el ARN-ribosómico de éstos es producido por los organizadores nucleolares (NOR) de los cromosomas (Raska et al., 2006). La evolución del tamaño del nucleolo muestra una curva de crecimiento-decrecimiento que discurre paralela a la de la vitelogénesis; así, conforme la vitelogénesis progresa aumenta el tamaño del nucleolo, y a medida que la vitelogénesis disminuye, también lo hace el tamaño del nucleolo, hasta desaparecer en los ovocitos postvitelogénicos (Fig. 5.5A, 5.14B, 5.16A y B, 5.17A-E, 5.18A-C).



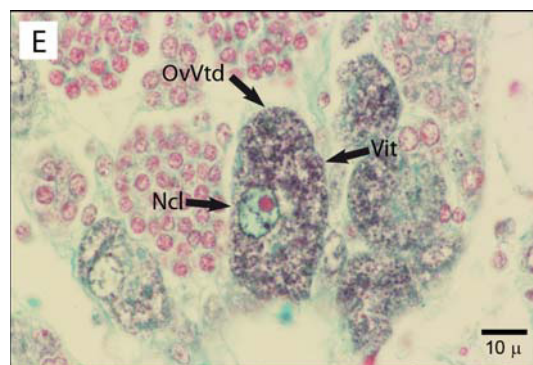


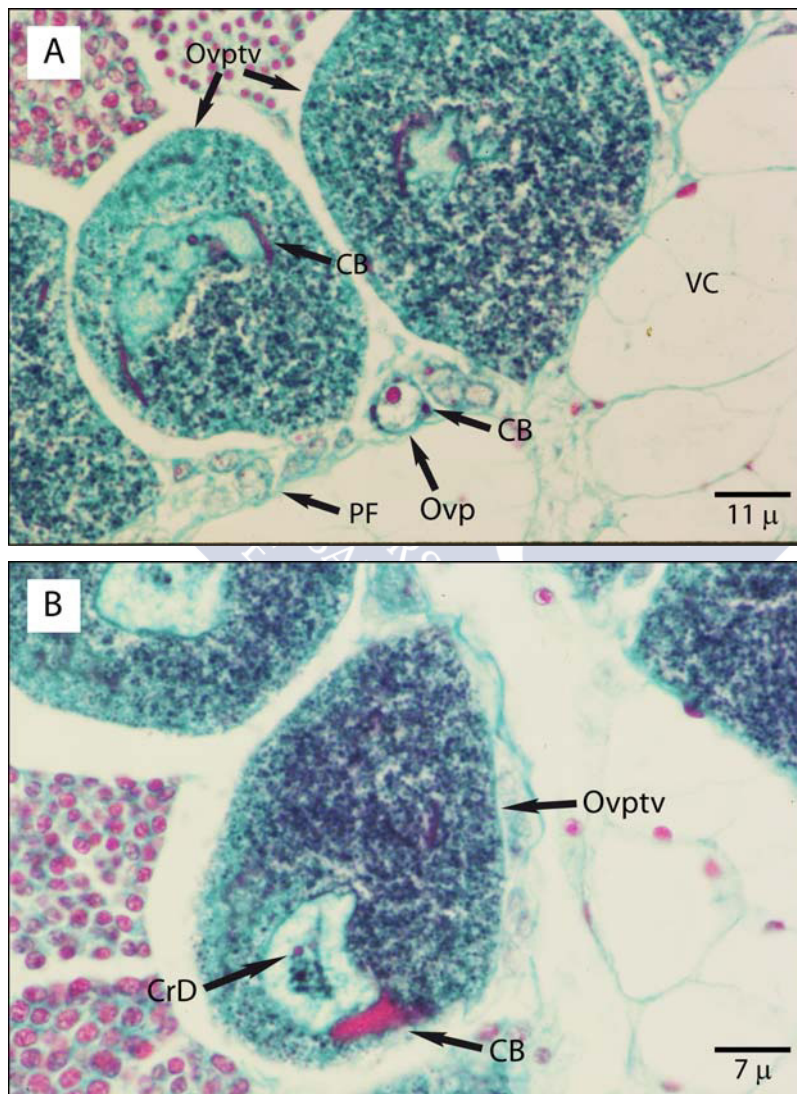
Fig. 5.17. **A.** Ovocito vitelogénico temprano (OvVtp) con escaso vitelo (Vit) y una célula auxiliar (CAux) adherida. **B.** Ovocito previtelogénico (Ovp) y ovocito vitelogénico temprano (OvVtp); se señalan la pared folicular (PF) del folículo y un clon de espermatocitos primarios (c/Spc1). **C.** Ovocito vitelogénico pedunculado (OvVp). **D.** Ovocito vitelogénico joven (OvVj), nótese el tamaño y la prominencia del nucleolo. **E.** Ovocito vitelogénico tardío (OvVtd). N: núcleo; PF: Pared Folicular; Vit: Vitelo.

En el desarrollo vitelogénico del ovocito distinguimos cuatro etapas, que nombramos y describimos (Fig. 5.12):

- a) **Ovocito vitelogénico temprano (OvVtp).**.- Este ovocito está adherido a la pared fibroblástica del folículo gonadal o del canal genital; su tamaño es un poco mayor que el del ovocito previtelogénico; ha iniciado la formación de vitelo pero tiene poco; el citoplasma es escaso; aún no ha empezado a producir la envoltura vitelina (EV); el nucleolo aumenta de tamaño; en secciones favorables se observan los cuerpos de Balbiani y los cromosomas diacinéuticos; tiene células auxiliares adheridas a la periferia de la membrana celular (Fig. 5.17A y B); algún ovocito, en su contacto con la pared folicular hace un pedúnculo, pero es pequeño (Fig. 5.17C).
- b) **Ovocito vitelogénico joven (OvVj).**.- Es un ovocito que muestra vigor vitelogénico e inicia y desarrolla la producción de la envoltura vitelina (Fig. 5.17D); permanece adosado a la pared folicular por su eje mayor; tiene bastante vitelo y el citoplasma aumenta de tamaño; también el nucleolo aumenta de tamaño. En este momento, y en otros bivalvos (mitílidos, venéridos, pectínidos (*Chlamys varia*); resultados de nuestro laboratorio), es cuando el ovocito comienza a producir y desarrollar un pedúnculo en su zona de contacto con la pared folicular, pero el ovocito de *Ostrea edulis* fabrica poco pedúnculo, y si lo hace, es corto y ancho; en su lugar, los ovocitos de *Ostrea edulis* mantienen amplia superficie de contacto con la pared folicular. En secciones favorables se observan los cromosomas diacinéuticos y los cuerpos de Balbiani; también se pueden ver células auxiliares adosadas a la membrana celular.
- c) **Ovocito vitelogénico tardío (OvVtd).**.- Este ovocito comienza a perder su adherencia a la pared folicular o a la pared del canal genital (Fig. 5.17 E); está finalizando la vitelogénesis y la formación de la envoltura vitelina; aumenta el tamaño del citoplasma y la cantidad de vitelo; el nucleolo regresa y disminuye su tamaño, a veces considerablemente; en secciones favorables se observan los cromosomas diacinéuticos y los cuerpos de Balbiani; ya no tiene células auxiliares adosadas, ya en este caso, a la envoltura vitelina.
- d) **Ovocito postvitelogénico (Ovptv).**.- Este ovocito ha finalizado la vitelogénesis –ha concluido la producción de vitelo– y, también, ha terminado la formación de la envoltura vitelina (Fig. 5.18A-C), es un ovocito **vitelogénicamente maduro**; la mayoría de estos ovocitos se han separado de las paredes de los folículos y de la pared del canal genital (Fig. 5.18C), aunque algunos aún mantienen adherencias (Fig. 5.18A y B); en secciones favorables se observan los cromosomas diacinéuticos (Fig. 5.18B) y los cuerpos de Balbiani (Fig. 5.18A y

B); estos cuerpos han aumentado su tamaño y se ubican principalmente en la región yuxta-perinuclear del citoplasma; no se observan células auxiliares adosadas a la envoltura vitelina; el nucleolo ha regresado totalmente, en la mayoría de los ovocitos ya no se observa, y en caso de verse, su tamaño es muy pequeño (Fig. 5.18A-C, 5.19A-D). La envoltura vitelina de estos ovocitos es muy fina, tiene poco espesor (Fig. 5.18A-C, 5.19A-D).

El tamaño de estos ovocitos es grande; hemos realizado medidas que van desde **90** hasta **150 μm** , pero las tallas más frecuentes están entre **100-120 μm** , siendo el componente principal de este tamaño el citoplasma con la gran cantidad de vitelo que contiene. La talla de estos ovocitos duplica, al menos, la de los ovocitos postvitelogénicos de otros bivalvos (mitílidos, venéridos, pectínidos, solénidos), que está en torno a 45-55 μm , según resultados de nuestro laboratorio.



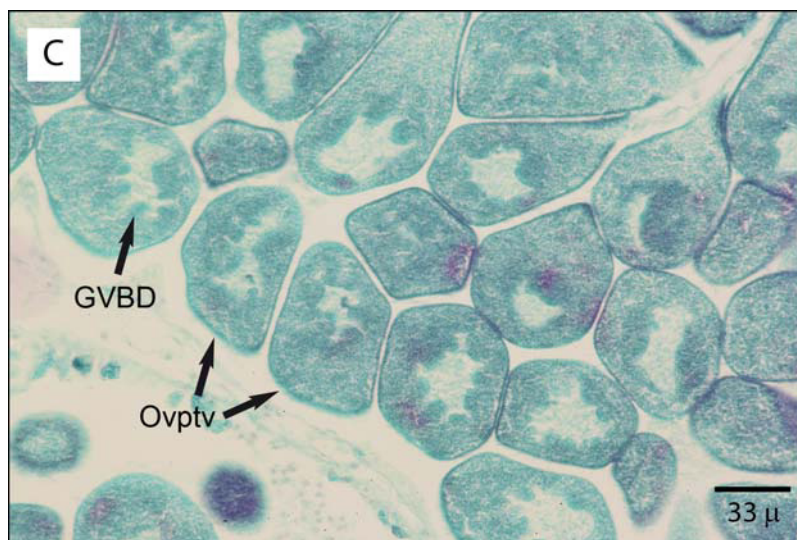


Fig. 5.18. **A.** Ovocitos postvitelogénicos (Ovptv) que muestran la GVBD y los cuerpos de Balbiani (CB); se señala un ovocito previtelogénico (Ovp) que exhibe cuerpos de Balbiani (CB); se marca la pared folicular (PF) del folículo y una célula vesicular (VC). **B.** Ovocito postvitelogénico (Ovptv) mostrando cuerpos de Balbiani (CB) y cromosomas diacínéticos (CrD). **C.** Ovocitos postvitelogénicos (Ovptv) frenados en GVBD, realmente son huevos; obsérvese el aspecto de "estrella irregular" que adquiere la sección de la vesícula germinal; asimismo, nótese la considerable uniformidad morfológica en "estrella irregular" de las vesículas germinales de los ovocitos. GVBD: "Germinal Vesicle Break Down" (Rotura de la Vesícula Germinal).

Meiosis: reanudación del proceso

Cuando el ovocito finaliza la vitelogénesis es un ovocito postvitelogénico y reanuda la meiosis; recordemos que este ovocito continúa frenado en la profase de la meiosis I, estadio de diacinesis, y es desde aquí desde donde reemprende la meiosis. Después de reanudar la meiosis, el ovocito de la mayoría de las especies no la concluye sino que vuelve a frenar este proceso en un estadio más avanzado del mismo, y ésta es la **segunda frenada meiótica** del ovocito (Fig. 5.20) (Greenstein, 2005; Masui & Clarke, 1979; Masui, 1985; Masui, 2001; Mehlmann, 2005, revisión). El estadio de la meiosis donde el ovocito hace la segunda frenada meiótica depende de la especie del animal, y este estadio puede ser: **GVBD**, metafase de la meiosis I, **anafase de la meiosis I** y **metafase de la meiosis II** (Fig. 5.20) (Greenstein, 2005). En la mayoría de los insectos la segunda frenada meiótica del ovocito ocurre en metafase o anafase de la meiosis I, y en la mayoría de los vertebrados sucede en la metafase de la meiosis II; sin embargo, el erizo de mar no hace segunda frenada meiótica, sus ovocitos completan la meiosis (Fig. 5.20) (Greenstein, 2005). Actualmente se dispone de escasa información acerca del estadio de la meiosis donde los moluscos bivalvos hacen la segunda frenada meiótica, y esto concierne, al menos, a mitílidos, venéridos, pectínidos, ostreidos y solénidos.

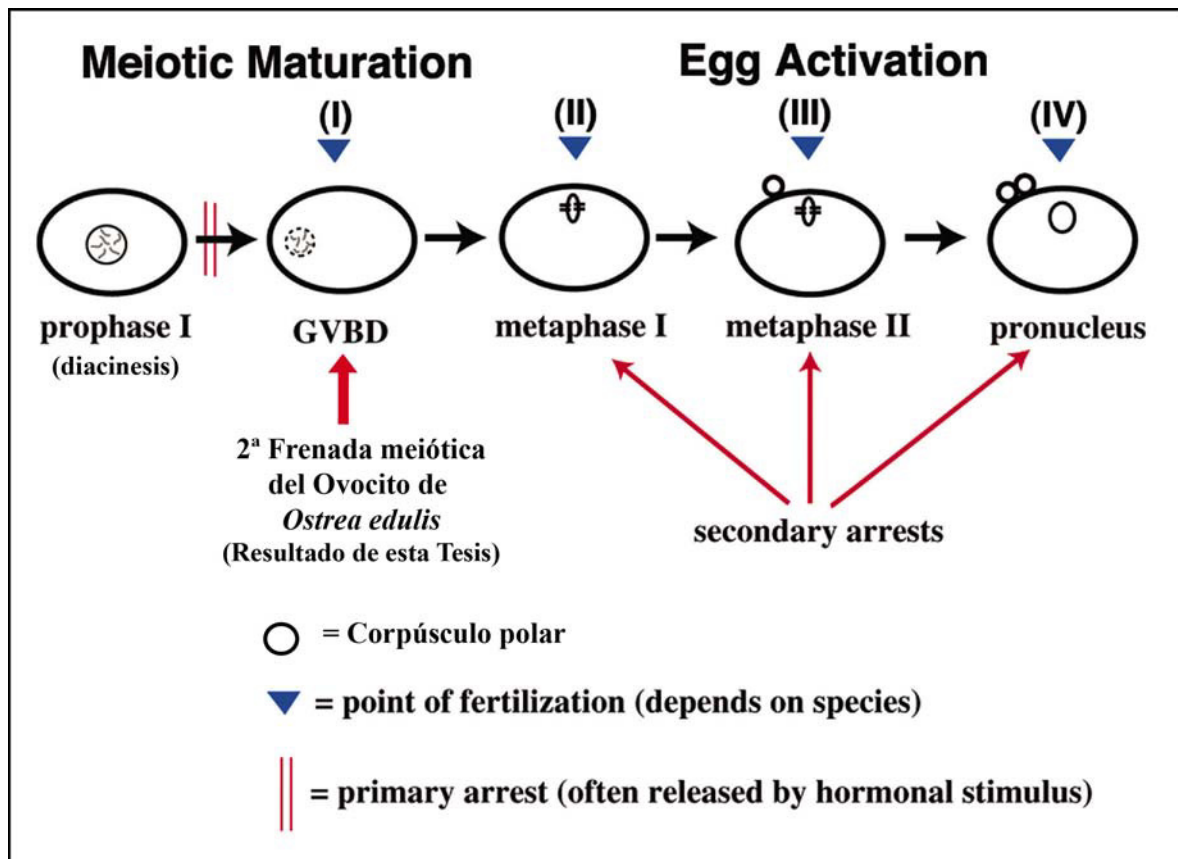


Fig. 5.20. Esquema de la **maduración meiótica** del ovocito y de la **activación** del huevo mediante la fertilización (adaptado de Greenstein, 2005). Conforme al conocimiento disponible, el esquema muestra el momento de la meiosis donde los ovocitos de todas las especies realizan la **primera frenada meiótica**, que es en la profase de la meiosis I, subestadio de diacinesis. Asimismo, presenta las posibles etapas y estadios de la meiosis donde los ovocitos, según la especie, hacen la **segunda frenada meiótica**, que pueden ser: GVBD (Germinal Vesicle Break Down), metafase I, metafase II. Los ovocitos del gusano *Caenorhabditis elegans* hacen la segunda frenada meiótica en la etapa de GVBD; en la mayoría de los insectos la realizan en metafase de la meiosis I; en la mayoría de los vertebrados la ejecutan en metafase de la meiosis II; los ovocitos del erizo de mar no hacen segunda frenada meiótica, estos ovocitos completan la meiosis (Greenstein, 2005). En el esquema señalamos la etapa de **GVBD** donde, según nuestros resultados, los ovocitos de *Ostrea edulis* hacen la segunda frenada meiótica.

Nuestros resultados muestran que los ovocitos de *Ostrea edulis* hacen la **segunda frenada meiótica en la etapa de GVBD** (Fig. 5.18C). La GVBD (Germinal Vesicle Breck Down) ocurre todavía en la **meiosis I** y es una etapa de transición desde la diacinesis a la metafase de la meiosis I pero sin llegar a ella. Consiste en que la envoltura nuclear del núcleo (vesícula germinal) del ovocito se rompe parcialmente pero no llega a desaparecer. Esta rotura es progresiva, comienza por una ondulación de la envoltura nuclear, continúa por una rotura parcial en diferentes lugares de la misma y acaba en una vesiculación intensa. Llegado a este punto, el proceso de rotura no prosigue, estas vesiculaciones de la membrana nuclear no desaparecen y el proceso meiótico queda detenido aquí y no progresa hacia la metafase de la meiosis I. Según la experiencia de nuestro grupo de investigación, esta progresión de la rotura de la envoltura nuclear del ovocito postvitelotogénico no tiene la misma intensidad en los bivalvos que hemos estudiado; concretamente, en *Chlamys varia* la rotura es intensa, llegando a la vesiculación de la envoltura nuclear (Iglesias, 2012); sin embargo, en *Ostrea edulis*, el punto de la GVBD donde los ovocitos hacen la segunda frenada meiótica es más suave, quedando este punto en ondulaciones de la envoltura nuclear, así como en invaginaciones de la misma, que dan a la sección de la vesícula germinal un aspecto de "estrella irregular" (Fig. 5.18C).

La vesícula germinal de los ovocitos así frenados no tiene nucleolo, o es muy pequeño, y, en secciones favorables, se pueden observar los cromosomas diacinéuticos en su interior.

Por tanto, los **ovocitos postvitelogénicos** de *Ostrea edulis* hacen la **segunda frenada meiótica** en GVBD, y así devienen en **óvulos** o **huevos**, que son viables meióticamente para la fecundación y, también, son viables vitelogénicamente para sostener el desarrollo de los primeros estadios de la embriogénesis, después de la fecundación, hasta que la larva pueda nutrirse por sí misma. En definitiva, el **huevo** de *Ostrea edulis* es un ovocito frenado en la **meiosis I**, estadio de GVBD, y así son emitidos los huevos en las puestas. En *Ostrea edulis*, los ovocitos son emitidos en las puestas en el estadio de GVBD porque no se observan etapas meióticas posteriores en los ovocitos postvitelogénicos que se encuentran en el interior de la gónada de esta especie. Además, cuando un individuo hace una descarga de huevos en la cavidad paleal, si se extraen estos huevos –aún sin fecundar– y se observan al microscopio, se puede ver claramente que en su interior hay una mancha blanquecina de considerable tamaño: es la vesícula germinal, que aún no ha desaparecido; este hecho soporta nuestra afirmación de que los huevos emitidos en la puesta tienen la meiosis frenada en la etapa de GVBD (Fig. 5.21). También, y abundando, cuando el ovocito hace la segunda frenada meiótica, en este caso en GVBD, el proceso meiótico se estabiliza, entonces, si observamos una sección histológica de una población de tales ovocitos, notaremos una considerable uniformidad morfológica, en "estrella irregular," de sus respectivas vesículas germinales (Fig. 5.18C).

Conforme a lo expuesto hasta ahora, podemos establecer la siguiente relación:

1 Ovogonia : 1 Ovogénesis : 1 Huevo : 1 Serie gametogénica femenina (SG♀)

El progreso de una ovogénesis en el trayecto de una serie gametogénica femenina (SG♀) hacia la formación de un huevo lo denominamos **maduración** de la serie gametogénica. También, decimos que una serie gametogénica femenina está **madura**, que ha alcanzado la **madurez**, cuando se forma el huevo, o sea, cuando la serie gametogénica llega al final de la ovogénesis. De la población de ovogonias que en un momento dado tiene una gónada no todas se activan simultáneamente para entrar en ovogénesis, la entrada de la población de ovogonias en ovogénesis es un proceso gradual que se acelera, paulatinamente cada vez es mayor el número de ovogonias que entran en ovogénesis, por ello la maduración de la **fase sexual femenina*** es gradual y progresiva. Las ovogonias de una fase sexual femenina no se agotan en producir ovogénesis, una fracción de ellas permanece inactiva y pasa a la fase sexual femenina siguiente, ya sea en el mismo ciclo reproductivo o en el siguiente. Hemos observado que en individuos de **3 meses** de edad las ovogonias ya tienen capacidad para producir ovogénesis.

En una SG♀ la amplificación celular es mucho menor que en una SG♂; esta amplificación ocurre en la proliferación clonal (PC) y aquí el número de mitosis de las ovogonias es bastante menor que el número de mitosis de las espermatogonias en el seno de una PRT. Asimismo, y aparte de la amplificación celular, en una SG♀ la relación es **1 ovogonia : 1 huevo**, en cambio, en una SG♂ la relación es **1 espermatogonia : 4 espermatozoides**.

5.9 Atresia ovocitaria

En ocasiones, los huevos entran en **atresia fisiológica**, es decir, se degradan y son reabsorbidos por el animal (Fig. 5.19A-D). La causa inmediata de esta degeneración puede ser la pérdida de vigor metabólico del huevo; una vez que el animal produce los huevos, si estos no son descargados, le suponen una carga metabólica que requiere nutrientes y oxígeno; quizás, la deficiencia de oxígeno

sea una causa inmediata principal de este tipo de atresia. Durante el presente trabajo se pudo observar que una vez que los ovocitos alcanzan la madurez vitelogénica y meiótica, si no se dan las condiciones de luz y temperatura apropiadas para que ocurra la puesta en un tiempo relativamente corto, los ovocitos entran en atresia fisiológica (de esto se hablará con más detalle en los capítulos del Ciclo Natural y de los Acondicionamientos).

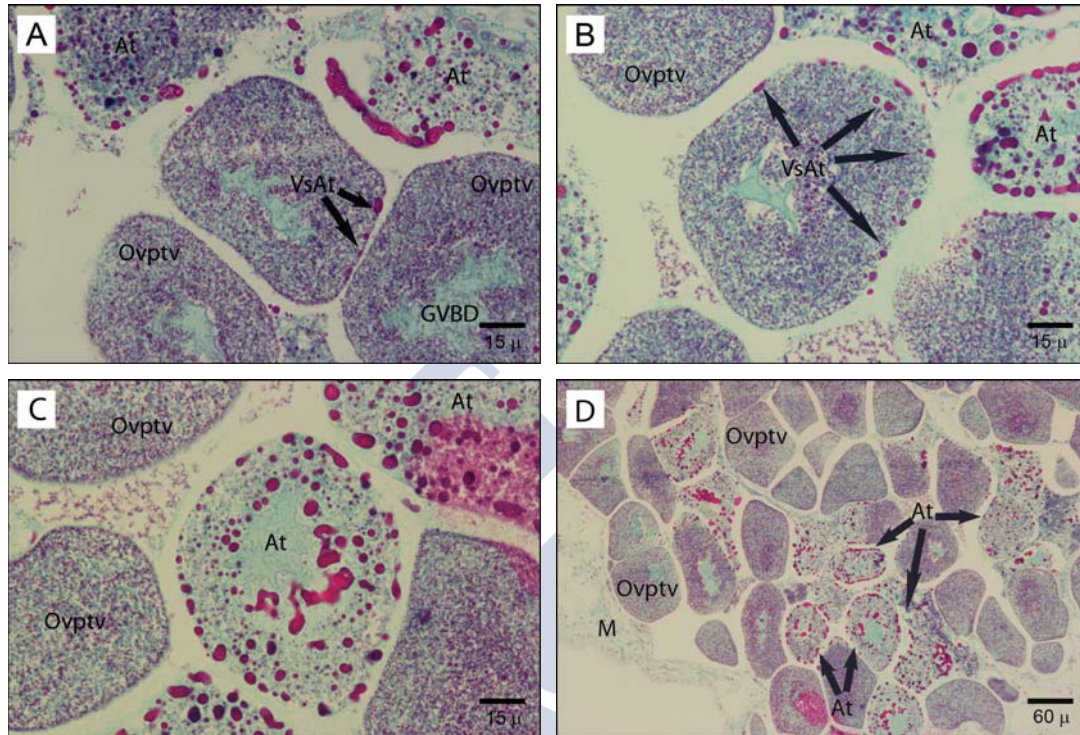


Fig. 5.19. **A.** Ovocitos postvitelogénicos (Ovptv) en GVBD, en realidad huevos, que muestran atresia (At); en uno de ellos se marca el inicio de la atresia y se señalan las vesículas de atresia (VsAt); la atresia se inicia en la región periférica del citoplasma. **B.** Inicio de la atresia ovocitaria en un ovocito postvitelogénico; se señalan las vesículas de atresia (VsAt). **C.** Ovocito postvitelogénico atrésico; las vesículas de atresia coalescen. **D.** Zona de atresia ovocitaria en el canal genital. At: Atresia; Optv: Ovocito postvitelogénico; M: Manto; VsAt: Vesículas de Atresia.

Este tipo de atresia se inicia en la periferia del citoplasma y se manifiesta en forma de vesículas discretas que denominamos **vesículas de atresia** (Fig. 5.19A y B); a continuación, la atresia avanza por el citoplasma y por la región perinuclear, pero no afecta al interior de la vesícula germinal (Fig. 5.19C), las vesículas de atresia coalescen (Fig. 5.19C); finalmente, la envoltura vitelina y la membrana del huevo rompen y el contenido del huevo queda libre en el lumen folicular o en el del canal genital (Fig. 5.19C). Los huevos dispuestos para la puesta no entran en atresia simultáneamente, el fenómeno es gradual y progresivo (Fig. 5.19D).

5.10 Fecundidad de *Ostrea edulis*. Huevos: tamaño, cantidad y modalidad de la puesta. Desarrollo embrionario

El tamaño de los huevos de *Ostrea edulis* es grande, hemos realizado medidas que van desde **90 hasta 150 μm** de diámetro, pero las tallas más frecuentes están entre **100-120 μm** , siendo el componente principal de este tamaño el citoplasma con la gran cantidad de vitelo que contiene. La talla de estos huevos duplica, al menos, la de los huevos de otros bivalvos (mitílidos, venéridos, pectínidos, solénidos), que está en torno a 45-55 μm , según resultados de nuestro laboratorio.



Fig. 5.21. Huevos sin fecundar de *Ostrea edulis* extraídos de la cavidad paleal. En el interior de algunos huevos se observa claramente una mancha blanquecina: es la vesícula germinal, que aún no ha desaparecido; este hecho soporta nuestra afirmación de que los huevos emitidos en la puesta tienen la meiosis frenada en la etapa de GVBD.

Hemos observado que la cantidad y el tamaño de los huevos que produce *Ostrea edulis* podría depender de la edad del animal, ya que las ostras de menos de un año (0 años) producen menos huevos y de menor tamaño que las ostras que tienen 1 año o más. Esta observación encaja en el amplio estudio que ya en 1941 realizó H. A. Cole sobre la fecundidad de *Ostrea edulis* (Cole, 1941). En este estudio, Cole expuso que el número de embriones producido por un individuo de esta especie aproximadamente **se duplica** cada año hasta que la ostra tiene **4 años de edad**, que es cuando el autor la considera una ostra adulta; a continuación trasladamos aquí unas estimas hechas por este autor sobre los embriones producidos por los individuos de *Ostrea edulis* según las clases de edad:

Fecundidad de <i>Ostrea edulis</i> (Cole, 1941)	
Clase de edad	Número de embriones
Ostras con 1 año cumplido	91.600
Ostras con 2 años cumplidos	218.100
Ostras con 3 años cumplidos	462.600
Ostras con 4 años cumplidos	902.900

En nuestro estudio se han examinado ostras procedentes directamente del medio natural, con edades de: menos de 1 año (clase 0), 1 año cumplido (clase 1) y dos años cumplidos (clase 2). En los experimentos de acondicionamiento se han utilizado ostras de las clases 0 y 1. La edad de los individuos se empieza a contar a partir de la fecha en que se fijan.

En *Crassostrea gigas*, se ha observado que el tamaño de los ovocitos está vinculado al estado del progenitor, en cuanto a tamaño, peso y condición nutritiva (Cardoso et al, 2007). Por otro lado, en *Crassostrea virginica*, se ha informado que la cantidad de huevos que producen los individuos depende del tamaño del individuo, aduciendo que esto es debido a que la cantidad de huevos producida está limitada por el volumen de la cavidad del manto (Davis & Hanley, 1956).

En cuanto al modo como *Ostrea edulis* realiza la puesta de la fase sexual femenina, hemos observado que los individuos descargan los huevos en bloque, de una vez, es decir, los huevos no se liberan progresivamente, sino en conjunto, con lo que las puestas hembra son relativamente rápidas y la gónada queda vacía.

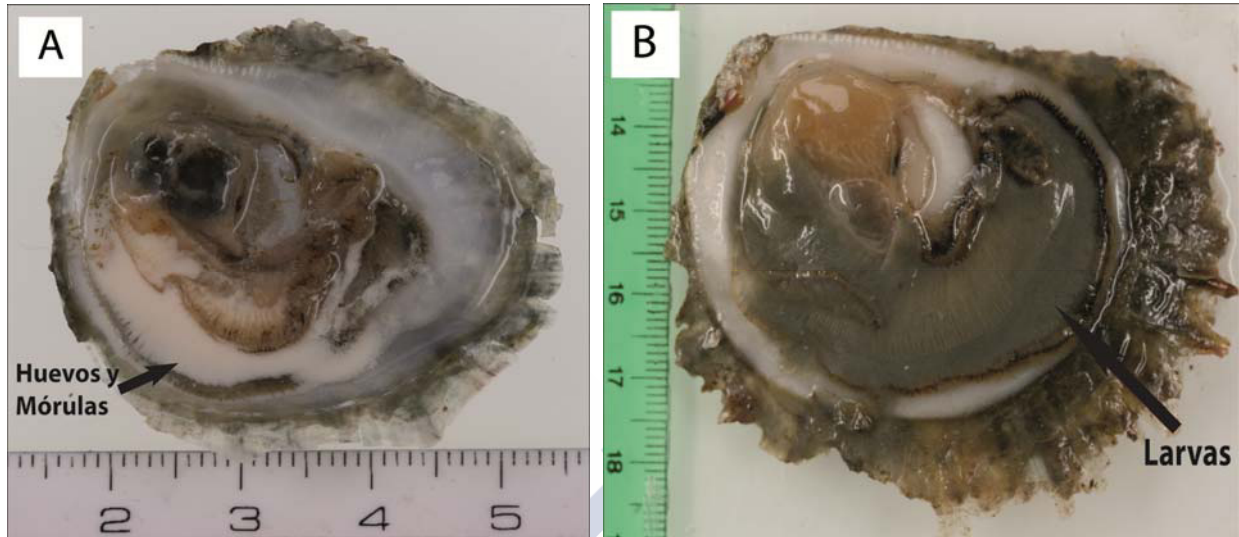


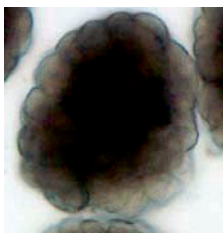
Fig. 5.22. **A.** Ejemplar de *Ostrea edulis* con desarrollo de embriones en la cavidad paleal; los embriones están en la fase embrionaria de mórulas (color amarillo-pastel). **B.** Individuo de *Ostrea edulis* con larvas metamórficas en la cavidad paleal (color gris oscuro).

En *Ostrea edulis*, la fecundación de los huevos y el desarrollo embrionario ocurre en la cavidad paleal; en la disección de los individuos, la existencia de una puesta de la fase sexual femenina se observa como una masa, de color blanquecino a gris, presente en el interior de dicha cavidad. El color de esta masa, o sea, de la puesta de huevos, varía según el grado de desarrollo de las larvas que la componen, de este modo, cuanto menor es el grado de desarrollo de las larvas más blanco-pálido será el aspecto general de dicha masa (Fig. 5.22A), y a medida que el desarrollo de las larvas avanza, su aspecto se va oscureciendo en una escala de grises, adquiriendo progresivamente un gris más intenso (Fig. 5.22B). Este colorido de la puesta de huevos que hace *Ostrea edulis* ya fue descrito por H. A. Cole (Cole, 1941).

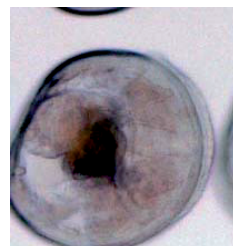
A continuación se muestran diferentes estados de desarrollo de los embriones de *Ostrea edulis* extraídos de la cavidad paleal de individuos que, durante este estudio, hicieron una puesta de huevos. Los embriones se observaron con microscopía óptica de bajo aumento. Como se puede ver, el estado más avanzado de desarrollo del embrión que se encontró en el interior de las valvas fue el de larva metamórfica (Fig. 5.23).



Segmentación



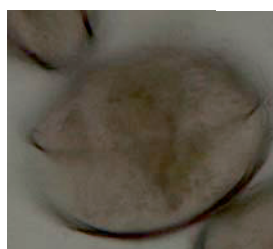
Mórula



Larva D

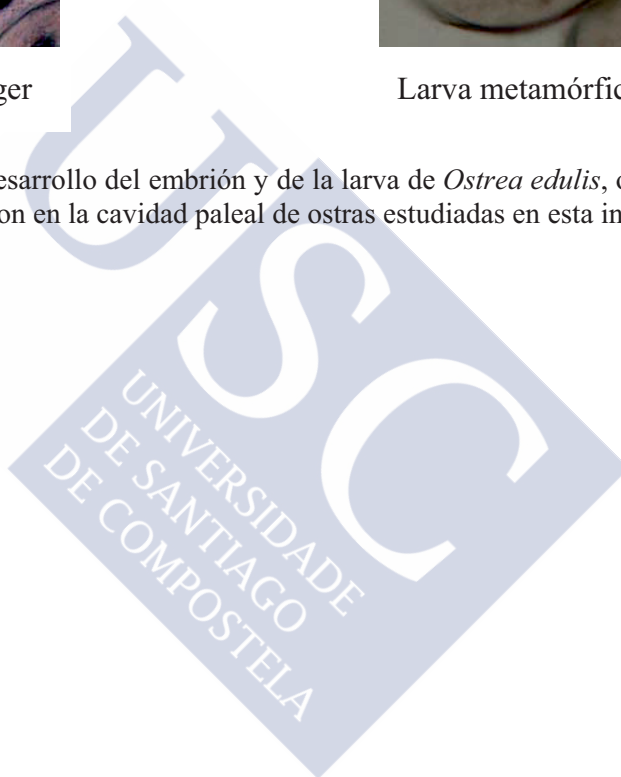


Larva Velíger



Larva metamórfica

Fig. 5.23. Diferentes estadios de desarrollo del embrión y de la larva de *Ostrea edulis*, ordenados de menor a mayor desarrollo, que se encontraron en la cavidad paleal de ostras estudiadas en esta investigación.



5.11 Discusión

Consideramos que el estudio que se presenta en este capítulo aporta los siguientes hechos, novedosos y relevantes, a la gametogénesis de *Ostrea edulis*:

1. Definimos y describimos los conceptos de **masa celular conjuntiva (MCC)**, **serie gametogénica*** y **fase sexual***, los dos últimos se incluyen en el glosario de conceptos.
2. Se establecen, describen y proponen las **series gametogénicas masculina (SG♂)** y **femenina (SG♀)**.
3. En la **serie gametogénica masculina**, se define y describe el concepto de PRT (proliferación de espermatogonias con reducción de tamaño) y se describen las espermatogonias, que denominamos **espermatozonias primarias (Spg1)** y **espermatozonias secundarias (Spg2)**.
4. En el proceso de Meiosis I de la **espermatozonogénesis** se aportan imágenes detalladas para los subestadios de la profase y para el estadio de metafase.
5. En la **serie gametogénica femenina** se describe la **ovogonias**, así como sus modos de proliferación; en concreto, se define y se detalla el proceso que denominamos **proliferación clonal** de la ovogonias.
6. En la **ovogénesis**:
 - a) Se describe la Meiosis I del **ovocito primario** y se muestran las **dos frenadas meióticas** que experimenta: la primera, en el estadio de **profase** (subestadio de **diacinesis**), mostrando los cromosomas diacinéuticos, y la segunda en la etapa de **GVBD**.
 - b) Se muestran los **cuerpos de Balbiani** en los ovocitos previtelogénicos y en los postvitelogénicos.
7. Se muestra y se describe el fenómeno de **atresia fisiológica** en los ovocitos postvitelogénicos.

La gametogénesis de los bivalvos de la familia *Ostreidae* ha sido estudiada en algunas de sus especies, sobre todo las comerciales, (Orton, 1927, 1931, 1933; Coe, 1931, 1932a, 1932b, 1934; Cole, 1941, 1942; Galtsoff, 1964; Galtsoff & Philpott, 1960; Loosanoff, 1962; Lubet & Allarakh, 1981; Eckelbarger & Davis, 1996a, 1996b) y, particularmente, la gametogénesis de *Ostrea edulis* ha sido documentada por H. A. Cole (1941, 1942) y por V. L. Loosanoff (1962). A las contribuciones de estos autores, y en concreto para *Ostrea edulis*, el estudio que presentamos en este capítulo añade las aportaciones que más arriba se indican y que a continuación comentamos.

5.11.1 Origen de las espermatogonias y de las ovogonias

En los moluscos bivalvos hay dos asuntos que merecen investigación y todavía están pendientes de explicar, y son: a) el origen de las espermatogonias y de las ovogonias en el individuo; b) en el caso de los moluscos bisexuales, tanto en los sincrónicos como en los asincrónicos, explicar si las espermatogonias y las ovogonias derivan de una célula germinal común a ambas, o proceden de células germinales diferentes.

Pocos autores que hayan tratado la morfogénesis de la gónada y la gametogénesis, han estudiado el origen de las espermatogonias y de las ovogonias en el individuo. Sólo lo han hecho: Woods (1931, 1932) en *Sphaerium striatinum*; Lubet & Allarakh (1981) en *Chlamys varia* y *Aequipecten opercularis*; Fabioux et al., (2004a, 2004b, 2004c) en *Crassostrea gigas*; e Iglesias (2012) en *Chlamys varia*. Que sepamos, este tema no ha sido estudiado en *Ostrea edulis*. Además, de estos autores, sólo Woods e Iglesias se han planteado claramente si las espermatogonias y las ovogonias derivan de una célula germinal común a ambas o proceden de células germinales diferentes.

Para responder a estas preguntas, sólo Woods (1931, 1932) hace un trabajo profundo, consistente en estudiar el origen embrionario de las espermatogonias y de las ovogonias, en *Sphaerium striatinum*, y cómo estas células aparecen en el animal juvenil y se perpetúan en el adulto. Concluye este autor (ver epígrafe 4.1) que las espermatogonias y las ovogonias se forman durante la embriogénesis temprana del animal, tienen un origen embrionario común, y ya en la larva trocófora son estirpes germinales independientes entre sí; además, expone este autor, las espermatogonias y las ovogonias son tejido germinal embrionario indiferenciado que está presente en el animal adulto, esto es, cuando el juvenil hace su primera gónada ya está equipado con espermatogonias y con ovogonias, y no tiene una célula germinal anterior de la que tales células pudiesen derivar. En esta línea, y estudiando juveniles y adultos de *Chlamys varia*, Iglesias (2012) concluye que en esta especie las espermatogonias y las ovogonias constituyen líneas germinales independientes entre sí y, también, que en los juveniles y en los adultos no hay una célula germinal anterior de la que tales células pudiesen derivar.

En *Ostrea edulis*, nuestro estudio en juveniles, que hacen su primera gónada, y en adultos muestra que las **espermatogonias primarias (Sp_{g1})** y las **ovogonias** pertenecen a líneas germinales diferentes entre sí; además, en estos animales no hemos observado células de línea germinal anteriores a las espermatogonias y a las ovogonias de las que estas estirpes celulares pudiesen derivar; por tanto, afirmamos que las espermatogonias primarias y las ovogonias son las primeras células de línea germinal que están presentes tanto en juveniles como en adultos durante su historia de vida y que, a su vez, son las células fundadoras, respectivamente, de la **serie gametogénica masculina** y de la **femenina**. Además, por sus características citológicas y cromáticas (tinción tricrómica) las espermatogonias primarias y las ovogonias se distinguen claramente entre sí. Estos resultados obtenidos en *Ostrea edulis* concuerdan con los logrados por Woods (1931, 1932) en *Sphaerium striatinum* y por Iglesias (2012) en *Chlamys varia*.

Otros grupos de investigación también se han planteado explicar el origen de las espermatogonias y de las ovogonias en moluscos bivalvos. Así, Lubet & Allarakh (1981), trabajando con juveniles y adultos de *Chlamys varia* y de *Aequipecten opercularis*, afirman que las espermatogonias y las ovogonias surgen en la región anatómica colindante con la parte inferior de la cavidad pericárdica y derivan de una "protogonia" que, a su vez, hipotetizan. En cuanto al origen, estamos de acuerdo porque concuerda con lo establecido por Woods (1931, 1932), pero discrepamos en la necesidad de introducir una "protogonia" para explicar el origen de estas células al menos en *Ostrea edulis*, nosotros pensamos que las células que aparecen en dicha región anatómica son **directamente** las espermatogonias y las ovogonias; además, estos autores no aclaran en su hipótesis si las espermatogonias y las ovogonias derivan de una misma estirpe de protogonia o lo hacen de dos estirpes de protogonias diferentes, una para las espermatogonias y otra para las ovogonias, esto es, no explican si en juveniles y en adultos las espermatogonias y las ovogonias pertenecen a líneas germinales independientes o tienen un origen común. Nosotros, en *Ostrea edulis*, no hemos observado un tipo celular análogo a la "protogonia" que estos autores hipotetizan, y afirmamos, acorde con nuestros resultados, que en esta especie las espermatogonias y las ovogonias pertenecen a líneas germinales independientes.

Fabioux et al., (2004a, 2004b, 2004c) trabajando con *Crassostrea gigas* también tratan de explicar el origen de las espermatogonias y de las ovogonias en los juveniles y en los adultos de esta especie, para ello estos autores proponen una estirpe celular, que denominan "germinal stem cell" (GSC), de la que derivarían las espermatogonias y las ovogonias; tampoco estos autores explican si en el caso de que tal GSC exista, las espermatogonias y las ovogonias derivarían de una misma estirpe celular de GSC o lo harían, respectivamente, de dos estirpes de GSC diferentes, o sea, no aclaran si en los juveniles y en los adultos las espermatogonias y las ovogonias pertenecen a líneas germinales diferentes o tienen un origen común. Nuevamente, afirmamos que en *Ostrea edulis* nosotros no hemos encontrado un tipo celular análogo a la estirpe celular GSC que estos autores proponen.

5.11.2 Masa celular conjuntiva

El concepto de **masa celular conjuntiva** (MCC), que proponemos y describimos en este estudio, es innovador en el área de investigación de la gonadogénesis y la gametogénesis de moluscos bivalvos. Surge este concepto de observar cómo aparecen, en *Ostrea edulis*, las **espermatogonias primarias** y las **ovogonias** cuando los juveniles hacen su primera gónada y, también, cuando los adultos inician la formación de una nueva gónada tras una etapa de reposo/restauración; en ambos casos, las espermatogonias y las ovogonias se observan en el canal genital inmersas en el seno de una masa celular de fibroblastos —o de células muy semejantes a ellos— que las acompañan; en cualquier caso, esta masa celular tiene un aspecto conjuntivo y de ahí procede el nombre que le damos. No conocemos las funciones que estas células no-germinales tienen, pero algunas de ellas podrían devenir en las denominadas "células auxiliares" que se observan adheridas a la superficie de los ovocitos previtelogénicos y vitelogénicos.

La presencia de la MCC en el canal genital y en torno a las espermatogonias y las ovogonias es coherente con el origen embrionario de estas estirpes germinales en los moluscos bivalvos ambisexuales, según demostró Woods (1931, 1932) en *Sphaerium striatinum*. Como expusimos (ver epígrafe 4.1), este autor mostró que las espermatogonias y las ovogonias se originan durante la blastulación del embrión a partir de un micrómero que él denominó **micrómero d.4** ó **célula M**, y que de esta célula derivan tanto las espermatogonias y las ovogonias como parte del **mesodermo** del animal; también describió este autor que cuando en el embrión se forma el esbozo de la gónada, las espermatogonias y las ovogonias están inmersas en el seno de células mesodérmicas; así pues, estos hechos podrían explicar la presencia de la masa de fibroblastos, o de células mesodérmicas, junto a las espermatogonias y a las ovogonias, en el canal genital y en los folículos gonadales de *Ostrea edulis*.

5.11.3 Serie gametogénica masculina

Proponemos para *Ostrea edulis* la **serie gametogénica masculina** (SG♂) que produce los espermatozoides, con las estirpes celulares que la constituyen y los procesos celulares que en ella ocurren. Las novedades que nuestro trabajo añade en esta propuesta sobre lo ya conocido (Cole, 1941 y 1942) son las siguientes:

- La serie gametogénica comienza en la **espermatogonia primaria** (Spg1); no hemos encontrado una célula germinal anterior a la espermatogonia primaria de la que ésta pueda derivar. A su vez, la espermatogonia primaria es la célula fundadora de la serie gametogénica.
- Aparte de realizar mitosis individuales, las Spg1 realizan un proceso de amplificación celular, que hemos denominado PRT (proliferación con reducción de tamaño), mediante el que producen numerosas espermatogonias, con la particularidad de que en cada división las espermatogonias que surgen tienen cada vez menor tamaño. Cuando el proceso de PRT finaliza, las espermatogonias que se han formado entran en meiosis. Para distinguir unas espermatogonias de otras, denominamos **espermatogonia primaria** (Spg1) a la estirpe de espermatogonia que funda la serie gametogénica e inicia el proceso de PRT, y nombramos **espermatogonias secundarias** (Spg2) a todas las espermatogonias que, progresivamente, se producen en dicho proceso.
- Se describen las características morfológicas y citológicas de las Spg1 y de las Spg2.
- Se describe de forma pormenorizada el proceso de **meiosis** de la **espermatogénesis**, y se aportan imágenes detalladas de los subestadios de la profase y del estadio de metafase de la **meiosis I**, así como de la formación de las **espermátidas tempranas** y de las **espermátidas tardías** en la **meiosis II**. Las imágenes que se presentan se han realizado con microscopía óptica y empleando una tinción tricrómica. Consideramos que este estudio y las imágenes que lo acompañan,

además de describir el proceso de meiosis en la espermatogénesis de *Ostrea edulis*, puede ser útil para identificar y estudiar dicho proceso en otros moluscos bivalvos.

5.11.4 Serie gametogénica femenina

Proponemos para *Ostrea edulis* la **serie gametogénica femenina** (SG♀) que produce **un huevo**, con las estirpes celulares que la constituyen y los procesos celulares que en ella ocurren. Lo novedoso que nuestro trabajo añade en esta propuesta sobre lo ya conocido (Cole, 1941 y 1942) es lo siguiente:

- a) La serie gametogénica comienza en la **ovogonia** (Ovg); no hemos encontrado una célula germinal anterior a la ovogonia de la que ésta pueda derivar. A su vez, la ovogonia es la célula fundadora de la serie gametogénica.
- b) Se describen las características morfológicas y citológicas de la **ovogonia** que, al compararla con las de la **espermatoogonia primaria**, afirmamos que estas dos estirpes de células germinales se identifican y se diferencian claramente entre sí utilizando microscopía óptica y una tinción adecuada (tinción tricrómica, en nuestro caso).
- c) Las ovogonias, además de dividirse aisladamente por mitosis, muestran un modo de proliferación particular, que denominamos **proliferación clonal**; la mayoría de las ovogonias, antes de pasar a ovocitos primarios y entrar en meiosis realizan este tipo de proliferación.
- d) Hemos descrito el proceso de **meiosis I** que realiza el **ovocito primario**. De la comparación de este proceso de meiosis con el mismo que realizan los **espermatoocitos primarios** en la espermatogénesis, afirmamos que con microscopía óptica y una tinción adecuada (tricrómica) se identifican y se diferencian claramente entre sí los procesos de meiosis I que realizan los ovocitos primarios y los espermatoocitos primarios.
- e) Hemos identificado citológicamente las **dos frenadas meióticas** que realiza el ovocito durante la meiosis; estas frenadas ocurren en la **meiosis I**: la primera, en el estadio de **profase** (subestadio de **diacinesis**), mostrando los cromosomas diacinéuticos, y la segunda en la etapa de **GVBD**. Que sepamos, los ovocitos de todos los organismos hacen la primera frenada meiótica en la profase (diacinesis) de la meiosis I, pero la etapa de la meiosis donde realizan la segunda frenada depende de la especie de que se trate (Greenstein, 2005; Masui & Clarke, 1979; Masui, 1985; Masui, 2001; Mehlmann, 2005, revisión). En el caso de la mayoría de los moluscos bivalvos, y particularmente en las especies de interés comercial, queda por determinar en qué etapa de la meiosis realizan los ovocitos la segunda frenada meiótica, y éste es un asunto importante, porque cuando el ovocito ha realizado la segunda frenada meiótica es cuando está capacitado para ser fecundado, y es entonces cuando es un **huevo**.

Estar en la segunda frenada meiótica hace que un ovocito sea **meióticamente maduro** aunque no haya finalizado la meiosis; aquí, la **madurez meiótica** del ovocito se refiere a que el ovocito está meióticamente capacitado para ser fertilizado.

Como la segunda frenada meiótica ocurre después de que el ovocito haya finalizado la vitelogénesis, entonces tenemos que un ovocito **meióticamente maduro**, o sea, un huevo, también es un ovocito **vitelogénicamente maduro**, esto es, la madurez meiótica del ovocito implica su madurez vitelogénica; pero lo inverso no siempre es cierto: la madurez vitelogénica del ovocito no implica su madurez meiótica. El conocimiento de estos conceptos, así como la determinación de la **segunda frenada meiótica** de los ovocitos de los moluscos bivalvos de interés comercial, es de suma importancia tanto para la gestión de la producción natural de estos bivalvos como para la producción de sus larvas, a través de puestas inducidas, en criaderos.

A partir de este estudio, afirmamos que los ovocitos de *Ostrea edulis* realizan su segunda frenada meiótica en la etapa de GVBD (Germinal Vesicle Break Down) de la meiosis I.

5.11.5 Cuerpos de Balbiani

Hemos identificado **cuerpos de Balbiani** (CB) en los ovocitos de *Ostrea edulis*. Estos cuerpos no se observan en todas las etapas de desarrollo del ovocito; donde mejor se muestran es en los ovocitos previtelogénicos, en los ovocitos vitelogénicos tardíos y en los ovocitos postvitelogénicos.

En la literatura científica no hemos encontrado artículos que documenten la existencia de CB en moluscos, y menos aún en moluscos bivalvos; sin embargo, los CB están ampliamente documentados en otros invertebrados (gusanos, planarias, insectos, arácnidos, miriápodos) y en vertebrados (anfibios, peces, aves y, también, en algunos mamíferos) (Extavour & Akam, 2003; Kloc et al, 2004a; Kloc et al, 2004b).

Las imágenes de los CB que mostramos en este estudio son tal como se presentan, en *Ostrea edulis*, en observación con microscopía óptica y tinción tricrómica. Son cuerpos cromatoideos basófilos y densos, de morfología alargada, que se disponen principalmente en la región yuxtaperinuclear del citoplasma, aunque también pueden estar dispersos en su seno. El concepto de CB procede de la microscopía óptica y son estructuras que contienen **plasma germinal** donde se encuentran los determinantes moleculares que especifican la línea germinal. En el epígrafe 4.1 hemos comentado y discutido los componentes organelares y moleculares de los CB, así como su función, comentarios que damos aquí por reproducidos y a ellos nos referimos.

5.11.6 Atresia ovocitaria

Hemos observado **atresia** en los ovocitos postvitelogénicos y en los huevos de *Ostrea edulis*. Denominamos a esta atresia como **atresia fisiológica** para distinguirla de la **atresia patológica** provocada por factores medioambientales nocivos. El fenómeno de la atresia de los ovocitos de los moluscos bivalvos está ampliamente documentado en la literatura, pero la mayoría de los artículos hacen referencia a una atresia provocada por factores medioambientales dañinos, estos es, tratan de una atresia patológica. La atresia que documentamos en este estudio es una atresia fisiológica, en el sentido de que es un fenómeno normal en los ovocitos y en los huevos. En este tipo de atresia, los ovocitos y los huevos se degradan de forma gradual y progresiva, y son reabsorbidos por el animal. La causa inmediata de esta degeneración puede ser la pérdida de vigor metabólico del ovocito o del huevo. Una vez que el molusco produce los huevos, si estos no son descargados, le suponen una carga metabólica que requiere nutrientes y oxígeno; quizás, la deficiencia de oxígeno sea una causa inmediata principal de este tipo de atresia. Durante el presente trabajo se pudo observar que una vez que los ovocitos alcanzan la madurez vitelogénica y meiótica, si no se dan las condiciones de luz y temperatura apropiadas para que ocurra la puesta en un tiempo relativamente corto, los ovocitos entran en atresia fisiológica.

5.11.7 Dinámica de las fases sexuales masculina y femenina

Las fases sexuales, masculina y femenina, pueden desarrollarse al mismo tiempo o mantenerse si-lente una de ellas mientras la otra se desarrolla. No se observó ningún tipo de inhibición del desarrollo de una serie sobre la otra. Respecto al número de fases sexuales que pueden desarrollarse durante un periodo reproductivo, se vio que cuando las condiciones son favorables se pueden desarrollar dos fases masculinas simultáneamente, una funcional y otra no-funcional, acompañadas de una fase femenina no-funcional. La fase masculina funcional presenta el mayor desarrollo, seguida de la fase femenina no-funcional y, por último, por la fase masculina no-funcional con un nivel alto

de inmadurez. Sin embargo, nunca se observaron dos fases femeninas desarrollándose simultáneamente. Hay que puntualizar que la presencia de células de una fase menos desarrollada que la mayoría no constituye una nueva fase, para considerarlas una fase independiente tiene que haber un número relativamente alto de células con un mismo nivel y patrón de desarrollo.

Por otro lado, la velocidad de desarrollo de las fases sexuales masculina y femenina no es igual. Los ovocitos detienen su meiosis para llevar a cabo la vitelogénesis, proceso relativamente largo que ralentiza su desarrollo y le da una clara ventaja a la fase macho. Esto conlleva a una mayor velocidad de desarrollo de la fase macho en relación a la hembra. Coe (1931) afirma que la fase macho madura más rápidamente, y que esta característica aumenta con la temperatura.

Vinculado con esto, una fase sexual puede ser funcional en el momento de la observación, pero esta funcionalidad no está fijada, es decir, la fase sexual no-funcional puede tener una mayor velocidad de desarrollo y adelantar a otra, convirtiéndose así en la más desarrollada, y por lo tanto en la funcional. Está claro que una fase hembra nunca va a adelantar a una macho, ya que su desarrollo es más lento, y sólo con la actuación de un factor externo que ralentice a la fase macho y favorezca a la hembra, esta fase hembra podría adelantar a una fase macho funcional. Sin embargo, este caso no se observó en el presente estudio, lo que sugiere que los factores externos actúan del mismo modo sobre ambas fases.

Lo que si se observó fue el adelantamiento de una fase sexual macho a una fase hembra, de este modo, una hembra funcional pasó a ser macho funcional. Esto complica aún más el esquema de reproducción y cambio de sexo de *Ostrea edulis*, ya que una hembra funcional cambiaría de sexo a macho funcional sin que hubiera de por medio una puesta de la fase hembra, es decir, sin ejecutar la sexualidad hembra; esta situación no la consideramos un cambio de sexo funcional, sino una diferencia de velocidad de desarrollo de una fase sexual sobre la otra, y a esta situación la denominamos “surpasso” de la fase macho sobre la fase hembra.

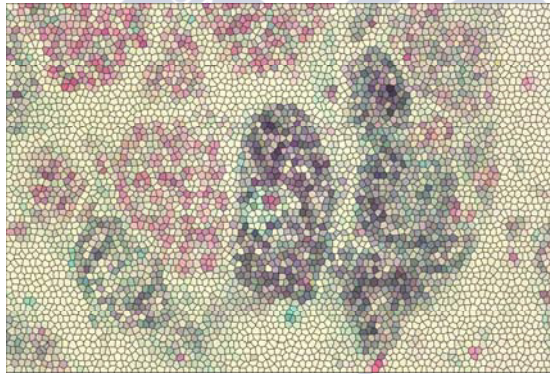
Por último, la puesta de la fase sexual macho es gradual y progresiva, extendiéndose en el tiempo; la velocidad de puesta depende de las condiciones ambientales; así, un macho funcional puede estar poniendo durante varios días. Sin embargo, la puesta de la hembra funcional está perfectamente sincronizada y se realiza en bloque, con lo que la puesta de una hembra funcional es puntual en el tiempo y difícilmente observable con el microscopio óptico, observándose, generalmente, la gónada vacía y restos de ovocitos postvitelogénicos y de huevos. Este hecho se observó en otras regiones geográficas, en Maine, para *Ostrea edulis* (Loosanoff, 1962) y para *Crassostrea virginica* (Galtsoff, 1938).

La mejor manera de diagnosticar una puesta de hembra funcional de *Ostrea edulis* es por la presencia de ovocitos y de larvas en la cavidad paleal, ya que si la velocidad de desarrollo de la fase sexual no-funcional es alta (caso de la fase sexual macho), ésta llenará rápidamente el espacio gonadal dejado por la puesta de la otra fase sexual (la fase hembra, en este caso). En este sentido, se encontraron animales con puesta de ovocitos en su cavidad paleal que histológicamente eran macho; es decir, en la gónada, la fase sexual más desarrollada, y por lo tanto la funcional, era la macho; en estos casos consideramos a estos animales, y en esta situación y momento, como hembras funcionales.

Los ovocitos postvitelogénicos y los huevos que quedan en la gónada después de la puesta son reabsorbidos; aparecen depresiones en la membrana nuclear, se deterioran las mitocondrias y el retículo endoplasmático, la periferia del ovocito empieza a sufrir necrosis, el espacio perivitelino se incrementa, la membrana plasmática se desintegra, se acumulan partículas de glucógeno en la periferia del ovocito, la envoltura vitelina se rompe y el contenido del ovocito se esparce por el lumen folicular; por último aparecen hemocitos fagocíticos que capturan los restos de los ovocitos (Dorange, 1989). Este proceso de reabsorción ovocitaria parece ser común en los moluscos bivalvos.

CAPÍTULO 6:

*CLASES SEXUALES Y
REPOSO Y RESTAURACIÓN
DE LA GÓNADA*





6.1 Conceptos de Clase Sexual y de Sexo Funcional, y su aplicación a *Ostrea edulis*

Ostrea edulis tiene el potencial de producir las **fases sexuales*** masculina y femenina, y las desarrolla, de modo simultáneo y asincrónico, en sus respectivas **series gametogénicas***, es decir, es un animal **bisexual**. Además, estas dos fases sexuales se localizan en los mismos folículos gonadales, lo que hace que esta especie sea, también, **intersexual**.

Hay bivalvos bisexuales, como los pectínidos *Pecten maximus* (vieira) y *Aequipecten opercularis* (volandeira), que desarrollan, de modo simultáneo y sincrónico, cada una de las fases sexuales en folículos gonadales diferentes y por ello no son especies intersexuales. En cambio, *Ostrea edulis* y *Chlamys varia* (zamburiña) despliegan las dos fases sexuales, de modo simultáneo y asincrónico, en un mismo folículo.

Para el caso en que un molusco bivalvo desarrolla ambas fases sexuales de modo simultáneo y asincrónico y, también, lo hace en los mismos folículos, necesitamos definir dos conceptos que nos permitan interpretar la expresión de la sexualidad del molusco en un ciclo reproductivo, en su historia de vida y en los experimentos de acondicionamiento. Estos conceptos son los de **clase sexual*** y **sexo funcional***, ambos están definidos en el glosario de conceptos de esta tesis; también, la Fig. 6.1 presenta un diagrama de flujo que muestra el procedimiento seguido para generar los tipos de clases sexuales y adscribir el sexo funcional a los individuos de *Ostrea edulis*. Al desarrollarse ambas fases sexuales de modo asincrónico, a un individuo se le asigna un **sexo funcional** acorde con la fase sexual más desarrollada, o madura, y por lo tanto la candidata a realizar la siguiente puesta; esta fase sexual será la que determine el sexo funcional del animal. Por ejemplo, en un animal donde la fase sexual macho está más desarrollada que la hembra, la siguiente puesta se predice que será macho, con lo que la funcionalidad sexual de esa ostra, y por lo tanto, el sexo funcional, será el de macho.

Por otro lado, y así ocurre en *Ostrea edulis*, en un animal se pueden desarrollar simultáneamente, pero de modo asincrónico, las fases sexuales masculina y femenina, originando así a los **individuos intersexuales**, y también, se puede desarrollar únicamente una de las fases sexuales quedando la otra funcionalmente silente, originándose así los **sexos funcionalmente puros**; es decir, dentro de la funcionalidad sexual macho o hembra podemos encontrar variantes histológicas según el número de fases sexuales que se estén desarrollando y su grado de desarrollo, y a estas variantes histológicas es a lo que denominamos **clases sexuales**.

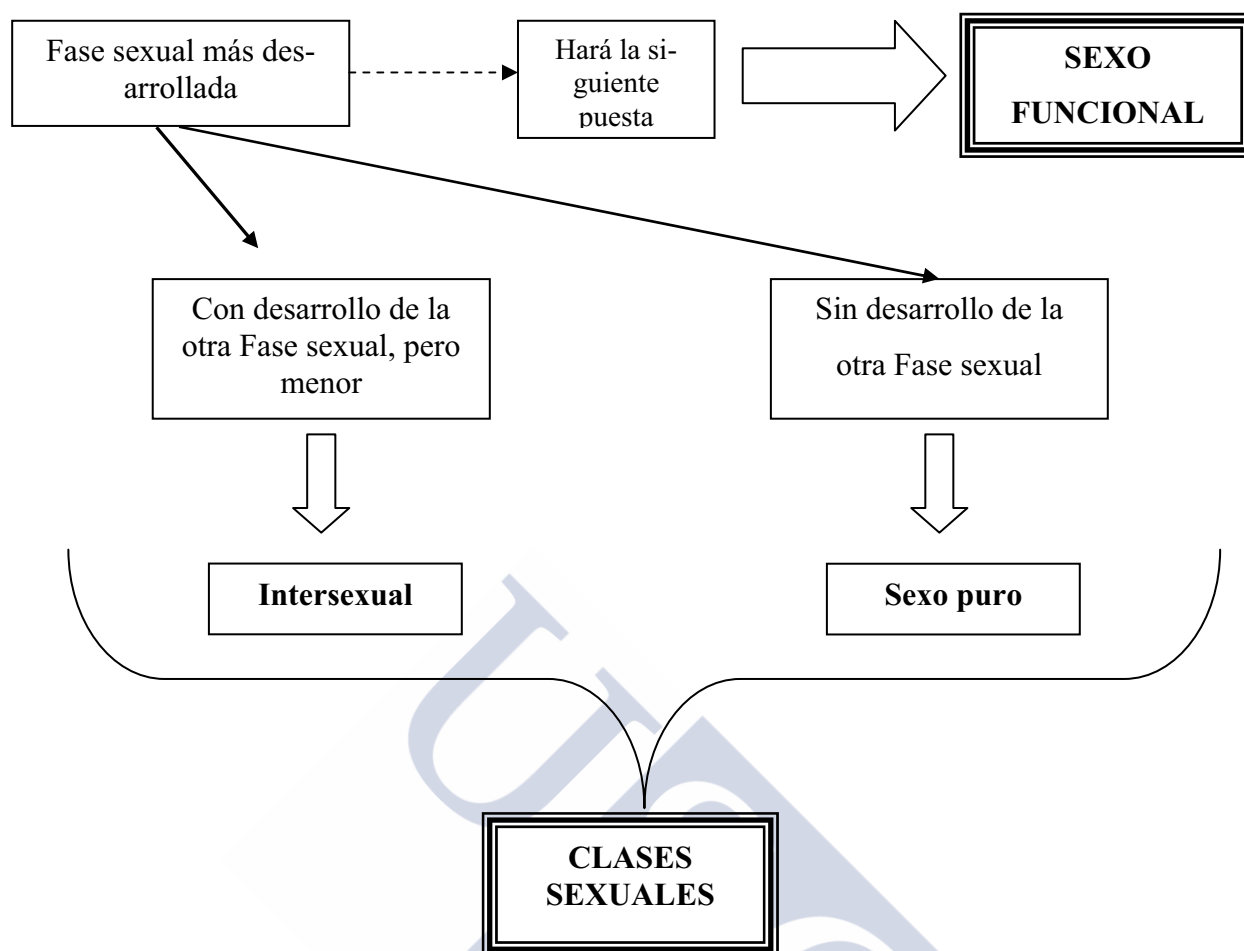


Fig. 6.1. Diagrama de flujo que muestra el procedimiento para definir los tipos de clases sexuales y asignar el sexo funcional en *Ostrea edulis*.

En este estudio, *Ostrea edulis* siempre presentó una considerable complejidad a la hora de determinar la **sexualidad actual** y la **sexualidad funcional** de sus individuos, ya que, como se explicó anteriormente, al tener esta especie la potencialidad para desarrollar dos fases sexuales de modo simultáneo, asincrónico e intersexual, los tipos o situaciones sexuales que se encuentran en sus individuos son variados; por ello, se hace necesario establecer un sistema de clasificación que describa y ordene la sexualidad actual y la sexualidad funcional de estos moluscos, este sistema lo basamos en los conceptos de **fase sexual***, **clase sexual*** y **sexo funcional***. Esta cuestión ya ha sido tratada por Coe (1931, 1932a, 1934, 1943b) al estudiar la gametogénesis de *Ostrea lurida* y la de *Ostrea virginica* (Coe, 1932b, 1934, 1943b), y, también, por Cole (1942) al examinar la gametogénesis de *Ostrea edulis*; ambos autores manejan tácitamente –porque no lo definen– el concepto de fase sexual y lo utilizan para establecer las clases sexuales –concepto éste que tampoco definen– en estas tres especies de moluscos. La expresión de las fases sexuales en *Ostrea lurida* y en *Ostrea edulis* es muy similar porque ambas especies tienen una sexualidad **consecutiva rítmica**, y en este aspecto difieren de *Ostrea virginica*, cuya sexualidad es alternativa (Coe, 1943b); por ello, en este estudio, al establecer las **clases sexuales** para *Ostrea edulis* atendemos a la investigación hecha por Coe en *Ostrea lurida* y por Cole en *Ostrea edulis*, en cuanto a las clases sexuales ya establecidas por estos autores en tales especies.

Sin intención de añadir más clases sexuales que las necesarias para describir y explicar los resultados de este estudio, en la Fig. 6.2 se presenta una tabla que contiene las **clases sexuales** y la **funcionalidad sexual** (asignación de **sexo funcional**) que se proponen para *Ostrea edulis* en razón a los resultados de esta investigación, y con el fin de sintetizarlos, sistematizarlos e interpretarlos. Para establecer la **clase**

sexual se tiene en cuenta el número de **fases sexuales** que se están desarrollando simultáneamente en la gónada, que pueden ser: **ninguna** (0), **una** (1) o **dos** (2), así como sus grados de desarrollo y asincronía. Para asignar el **sexo funcional** (funcionalidad sexual) a cada clase sexual se tiene en cuenta la fase sexual más desarrollada. En la tabla se puede observar que: a) a una clase sexual sólo le concierne un sexo funcional; b) a dos clases sexuales les puede corresponder el mismo sexo funcional. El perfil de clases sexuales que aquí se formula para *Ostrea edulis* recoge, esencialmente, los propuestos por Coe (1931, 1932a, 1934) para *Ostrea lurida*, y por Cole (1942) para *Ostrea edulis*, y, además, añade, en razón a los resultados, las clases sexuales de: **macho puro** (♂), **hembra pura** (♀), **cambio de fase sexual hembra-macho** (CFS♀→♂) e **intersexual macho-hembra** (IS♂♀). Por otra parte, a las clases sexuales que aquí se proponen para *Ostrea edulis* se les asigna claramente una funcionalidad sexual o sexo funcional.

Nº de Fases Sexuales	Funcionalidad Sexual	Clase sexual	Nomenclatura de la Clase Sexual
0 Fases en desarrollo	I	Indeterminado	I
1 Fase en desarrollo	♂	Macho puro	♂
	♀	Hembra pura	♀
2 Fases en desarrollo	♂	Intersexual macho	IS♂
		Cambio de fase sexual de macho a hembra	CFS♂→♀
	♀	Intersexual hembra	IS♀
		Cambio de fase sexual de hembra a macho	CFS♀→♂
	♂♀	Intersexual macho-hembra	IS♂♀

Fig. 6.2. Clases sexuales y funcionalidad sexual (asignación de sexo funcional) que se proponen para *Ostrea edulis* a raíz de los resultados de este estudio. Para establecer la clase sexual se tiene en cuenta el número de fases sexuales que se están desarrollando simultáneamente en la gónada, que pueden ser ninguna (0), una (1) o dos (2), así como sus grados de desarrollo y asincronía. Para asignar el sexo funcional (funcionalidad sexual) a cada clase sexual se tiene en cuenta la fase sexual más desarrollada. Se puede observar que: a) a una clase sexual sólo le concierne un sexo funcional; b) a dos clases sexuales les corresponde el mismo sexo funcional. En las clases sexuales IS♂, IS♀, IS♂♀, las siglas IS significan intersexual, indicando que ambas fases sexuales –masculina y femenina– se desarrollan compartiendo el mismo espacio, ya sea en los folículos gonadales o en el canal genital (Policansky, 1982). I: indeterminado. IS: intersexual. CFS: cambio de fase sexual.

6.2 Descripción de las clases sexuales que se proponen para *Ostrea edulis*

6.2.1 Clase sexual sin fases sexuales en desarrollo

Indeterminado (I)

El animal no desarrolla ninguna de las dos fases sexuales, aunque sí puede aparecer un escaso número de espermatogonias primarias y/o ovogonias silentes (Fig. 6.3). Esto puede ocurrir por dos motivos: a) se trata de un animal joven, reproductivamente inmaduro, es decir, que aún no desarrolló su primera gónada; b) de un individuo que después de la puesta de cualquiera de sus dos fases sexuales no desarrolla inmediatamente una nueva fase sexual debido a una baja –aunque no nula– actividad

gametogénica, situación que encontramos en el medio natural y en los acondicionamientos. En esta clase sexual no se puede predecir cuál será la fase sexual dominante, masculina o femenina, que desarrollará el animal.

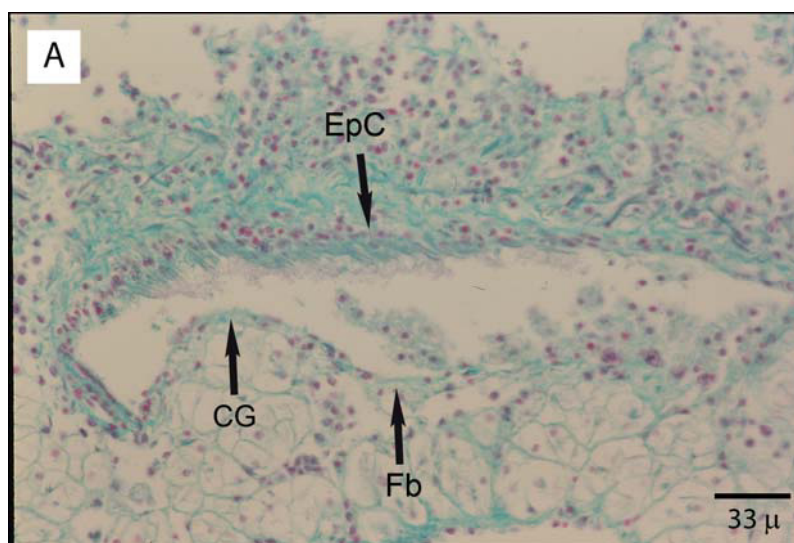


Fig. 6.3. Clase sexual Indeterminado. Canal gonadal sin fases sexuales en desarrollo. CG: Canal Genital; EpC: Epitelio ciliado del canal genital; Fb: Fibroblasto

6.2.2 Clases sexuales con una fase sexual en desarrollo

Para visualizar cómo se estructuran las clases sexuales en fases sexuales, así como el grado de desarrollo de éstas, cada clase sexual se representa con un diagrama constituido por símbolos, donde:

1. Cada fase sexual se representa con un círculo de un color y está marcada con el símbolo sexual correspondiente: la fase sexual masculina es morada y la femenina es rosa.
2. El tamaño del círculo indica el grado de desarrollo de la fase sexual.
3. El diagrama de la clase sexual se lee de izquierda a derecha.
4. El grado de desarrollo de las fases sexuales se lee de izquierda a derecha, la fase sexual más avanzada en desarrollo es la que está más a la derecha.
5. Cuando una fase sexual está representada por dos círculos, indica lo siguiente:
 - a) La fase sexual consiste en dos **etapas**, una etapa **inmadura** y otra de maduración y madurez. La etapa inmadura es el conjunto de todas las **series gametogénicas** de la fase sexual que están en **estadios premeióticos**, o sea: mitosis de gonias y producción de PRTs (series masculinas) y de PCs (series femeninas). La etapa de **maduración/madurez** es el conjunto de todas las **series gametogénicas** de la fase sexual que están ya sea en **meiosis** o en estadios **postmeióticos**, es decir: en espermiogénesis y con espermatozoides maduros (series masculinas), o en vitelogénesis, GVBD y huevos (series femeninas).
 - b) La etapa inmadura de la fase sexual se representa a la izquierda de la etapa de maduración/madurez.
 - c) En unos casos, una fase sexual sólo está constituida por una etapa, pero en otros está constituida por dos: una etapa inmadura y otra de maduración/madurez.
 - d) Ha sido necesario segmentar, en algunos casos, una fase sexual en estos dos tipos de etapas porque cuando el desarrollo de una fase sexual está muy estimulado (en el medio natural y en

los experimentos de acondicionamiento), aparecen claramente dos conjuntos de series gametogénicas en desarrollo: un conjunto de series gametogénicas –el de mayor número de series– donde tales series están en estadios de maduración/madurez, y otro –de menor número de series– donde dichas series están inmaduras.

Macho puro (♂)

Solamente la fase sexual masculina está en desarrollo (Fig. 6.4).

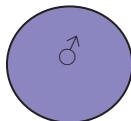


Fig. 6.4. Diagrama representativo de la clase sexual Macho puro.

Teóricamente se pueden encontrar todos los niveles de desarrollo de la fase sexual macho. La fase sexual hembra no está en desarrollo y sólo se observan, en caso de haberlas, ovogonias silentes y poco numerosas (Fig. 6.5).

En la práctica sólo se encontraron **machos puros** maduros cuando el molusco está haciendo la puesta de la fase sexual macho, o está a punto de entrar en ella. Es decir, se trata de individuos que tras las puesta de la fase sexual macho no van a desarrollar inmediatamente otra fase sexual.

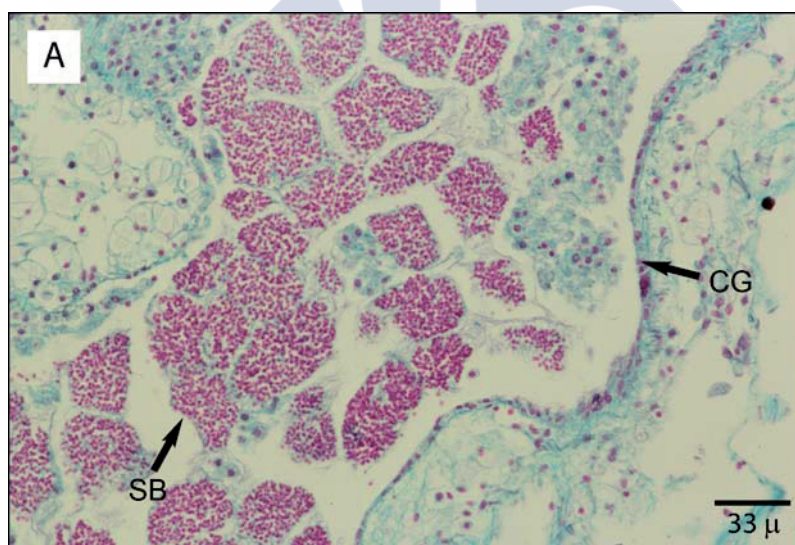


Fig. 6.5. Clase sexual Macho puro. Bolas espermáticas en el canal genital. CG: Canal Genital; SB: Sperm-balls (bolas espermáticas).

Hembra pura (♀)

La fase sexual hembra es la única que está en desarrollo (Fig. 6.5).

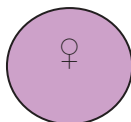


Fig. 6.6. Esquema representativo de la clase sexual Hembra pura.

Se pueden encontrar todos los grados de desarrollo de la fase sexual hembra. La fase sexual macho o no se observa o está a nivel de espermatogonias primarias silentes (Fig. 6.7).

En este trabajo se encontraron desde fases sexuales hembra inmaduras, a nivel de ovogonias y de ovocitos previtelogénicos, hasta fases sexuales hembra vitelogénicas y fases sexuales hembra maduras.

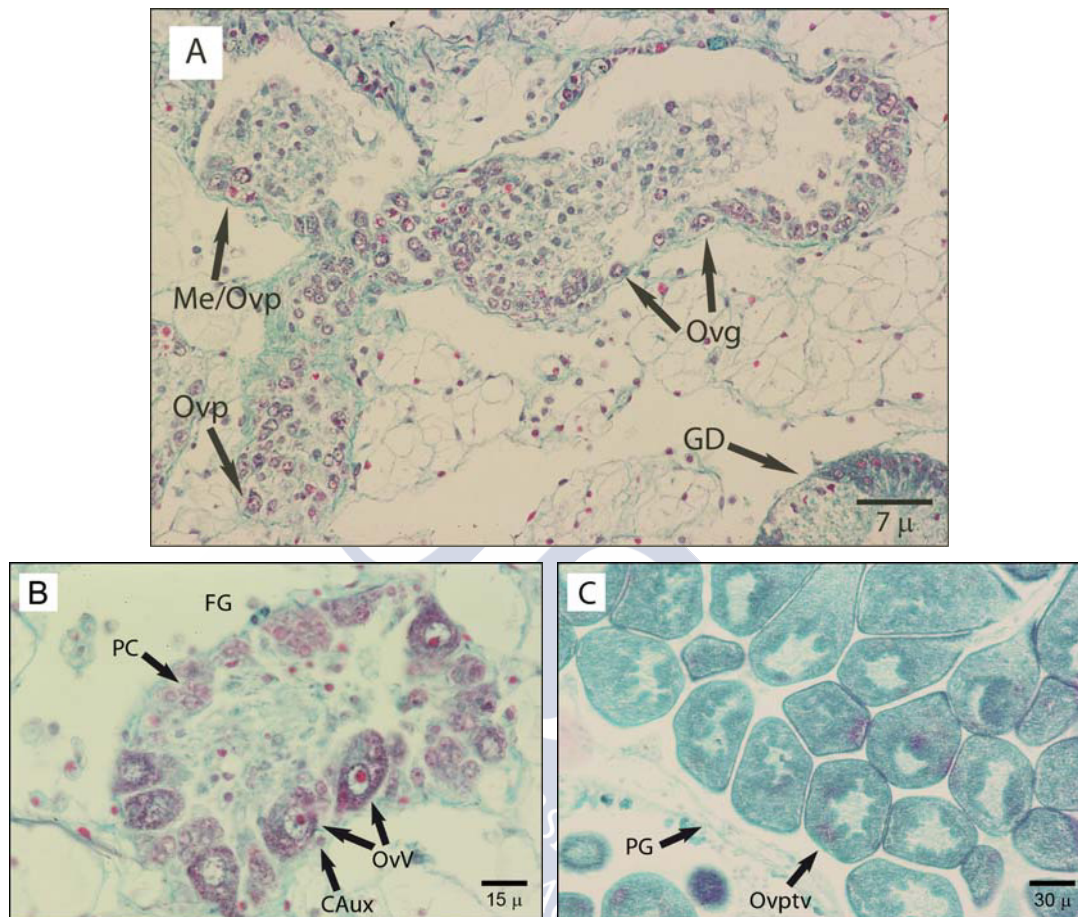


Fig. 6.7. Clase sexual Hembra pura. A. Hembra pura inmadura. B. Hembra pura en vitelogénesis. C. Hembra pura madura. CAux: Células Auxiliares; FG: Folículo Gonadal; GD: Glándula Digestiva; Me/Ovp: Meiosis de ovocito primario/Ovocito previtelogénico; Ovp: Ovocito previtelogénico; OvV: Ovocito Vitelogénico; Ovg: Ovogonia; PG: Pared Gonadal (pared folicular); PC: Proliferación Clonal; Ovptv: ovocito postvitelogénico con GVBD.

6.2.3 Clases sexuales con dos fases sexuales en desarrollo

Tanto la fase sexual masculina como la femenina están en desarrollo; el grado de desarrollo de cada una de ellas determina las diferentes clases sexuales que a continuación se describen.

En las clases sexuales $IS\♂$, $IS\♀$, $IS\♂\♀$, las siglas IS significan intersexual, indicando que ambas fases sexuales –masculina y femenina– se desarrollan compartiendo el mismo espacio, ya sea en los folículos gonadales o en el canal genital (Policansky, 1982).

Intersexual macho ($IS\♂$)

Ambas fases sexuales se encuentran en desarrollo, pero la fase macho está más desarrollada que la hembra, y su puesta será antes que la de la fase sexual hembra. Es decir, la fase sexual funcional, y que por lo tanto establece el sexo funcional del animal, es la masculina.

Histológicamente, se pueden encontrar varios grados de desarrollo de las dos fases sexuales, pero la fase sexual masculina siempre estará más avanzada que la femenina (Fig. 6.8). De este modo, se pueden encontrar distintos casos en cuanto a la madurez de esta clase sexual, así tenemos:

- **Intersexuales macho inmaduros**, con la fase sexual macho con espermatoцитos primarios y meiosis, y la fase hembra con ovogonias y, en ocasiones, algún ovocito previtelogénico.
- **Intersexuales macho en maduración**, con la fase macho con predominancia de espermátidas (tempranas y tardías) y posible presencia de espermatozoides, y la fase hembra a nivel de ovogonias, y ovocitos previtelogénicos o vitelogénicos jóvenes.
- **Intersexuales macho maduros**, con la fase macho con predominancia de espermatozoides, con o sin puesta macho, y la fase hembra a nivel de ovogonias, ovocitos previtelogénicos o vitelogénicos, y con posible presencia de ovocitos postvitelogénicos.

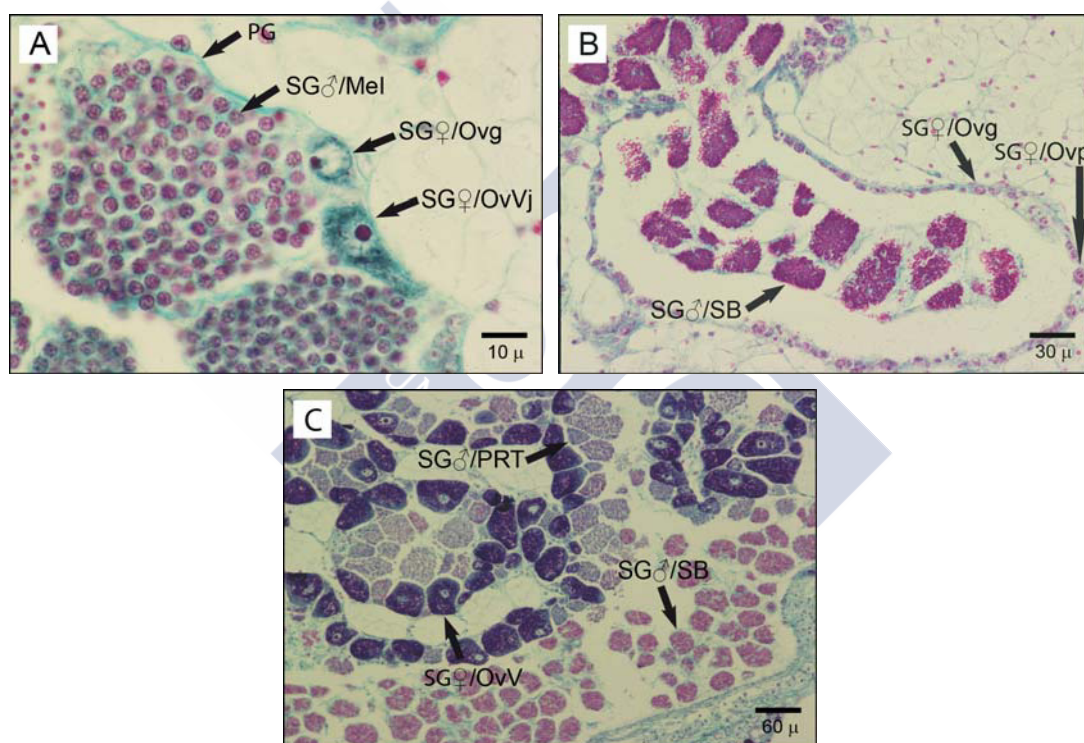


Fig. 6.8. Clase sexual Intersexual macho. A: Intersexual macho inmaduro. B: Intersexual macho maduro. C: Intersexual macho con dos etapas (madura e inmadura) de la fase sexual masculina. PG: Pared Gonadal (pared folicular); SG♂/PRT: Proliferación con Reducción de Tamaño de las series gametogénicas de la fase sexual macho; SG♂/Mel: Meiosis de una serie gametogénica de la fase sexual macho; SG♂/SB: Sperm-balls (bolas espermáticas) de las series gametogénicas macho de la fase sexual masculina; SG♀/Ovg: Serie Gametogénica hembra/Ovogonia; SG♀/Ovp: Serie Gametogénica hembra/Ovocito previtelogénico; SG♀/OvV: Serie Gametogénica hembra/Ovocito Vitelogénico; SG♀/OvVj: Serie Gametogénica hembra/Ovocito Vitelogénico joven.

A su vez, se puede matizar la clase sexual **intersexual macho** según el número de etapas que tenga la fase sexual masculina que se está desarrollando, así tenemos:

- Intersexuales macho con **una sola etapa** de la fase sexual masculina en desarrollo y, todavía, sin puesta de la fase macho (Fig. 6.9).

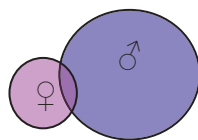


Fig. 6.9. Esquema representativo de la clase sexual Intersexual macho donde: a) hay presencia de dos fases sexuales, la masculina y la femenina; b) la fase sexual masculina está más desarrollada que la femenina; c) la fase sexual masculina sólo está constituida por una etapa (Fig. 6.10).

- Intersexuales macho con dos etapas de la fase sexual masculina en desarrollo, y con o sin puesta de la fase sexual macho. Aquí encontramos una fase sexual masculina y una fase sexual femenina. La masculina está constituida por **dos etapas** (inmadura y maduración/madurez), y la femenina sólo consiste en una etapa (Fig. 6.10).

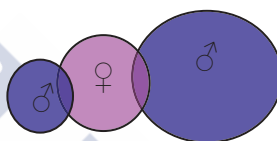


Fig. 6.10. Esquema representativo de la clase sexual Intersexual macho donde la fase sexual masculina está constituida por dos etapas, etapa inmadura (a la izquierda) y etapa de maduración/madurez (a la derecha). Atendiendo al desarrollo, la fase sexual femenina tiene un desarrollo intermedio entre las dos etapas de la fase sexual masculina.

La fase sexual macho funcional está, generalmente, madura o en puesta; la fase sexual hembra, que la sigue, suele estar en vitelogénesis o madura, pero siempre menos evolucionada que la fase macho funcional. La fase sexual macho no-funcional está siempre inmadura, a nivel de espermatocitos primarios o meiosis.

Esta situación suele aparecer en la naturaleza cuando las condiciones son favorables (primavera o principios de verano) y el desarrollo y aparición de nuevas series gametogénicas está estimulado.

En la evolución temporal de esta condición en la clase sexual pueden darse dos situaciones:

- A continuación de la **puesta** de la etapa madura de la fase sexual macho funcional, la fase hembra pasa a ser funcional, madura y pone, mientras que la etapa inmadura de la fase macho continúa su desarrollo (Fig. 6.11):

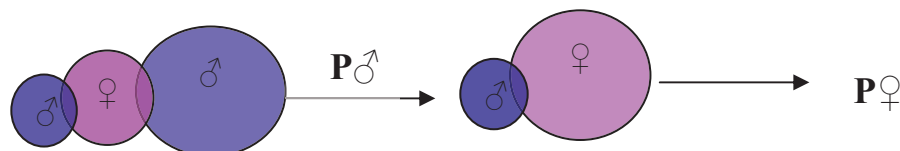


Fig. 6.11. Esquema representativo de la evolución en el medio natural de la clase sexual Intersexual macho, representada en la Figura 10, donde ocurre una puesta macho y le sigue una puesta hembra. $P♂$: puesta de la fase sexual macho; $P♀$: puesta de la fase sexual hembra.

Esta situación es común en animales de **un año o más** en las estaciones de primavera y principios de verano.

- A continuación de la puesta de la etapa madura de la fase sexual macho, la fase sexual hembra pasa, transitoriamente, a ser funcional, porque la etapa inmadura de la fase sexual macho se desarrolla más rápidamente que la fase hembra, la supera en desarrollo y pasa a ser funcional (Fig. 6.12):

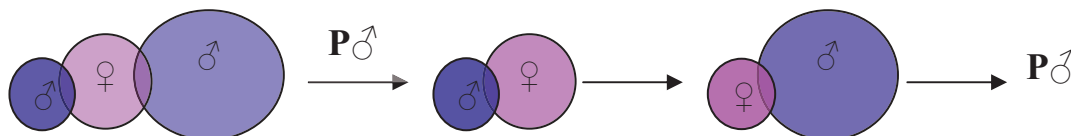


Fig. 6.12. Esquema representativo de la evolución en el medio natural de la clase sexual Intersexual macho, representada en la Figura 6.10, donde ocurren dos puesta macho consecutivas. P♂: puesta de la fase sexual macho.

Esta situación es común en animales de **0 años**, y en animales de **1 año o más** en la estación de **invierno**.

Intersexual hembra (IS♀)

Ambas fases sexuales se encuentran en desarrollo, pero la fase hembra está más desarrollada que la macho, y su puesta será, predeciblemente, anterior a la de la fase sexual macho. Es decir, la fase sexual funcional, y que por lo tanto establece el sexo funcional del animal, es la fase hembra (Fig. 6.13).

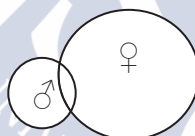


Fig. 6.13. Esquema representativo de la clase sexual Intersexual hembra.

Histológicamente, se pueden encontrar varios grados de desarrollo de las dos fases sexuales, pero la fase hembra siempre estará más avanzada en desarrollo que la macho (Fig. 6.14). De este modo, se pueden encontrar distintos casos en cuanto a la madurez de esta clase sexual, así tenemos:

- **Intersexuales hembra inmaduros**, con la fase sexual hembra con ovogonias y ovocitos previtelogénicos, y la fase sexual macho con espermatogonias y/o espermatoцитos primarios.
- **Intersexuales hembra en vitelogénesis**, con la fase sexual hembra con predominancia de ovocitos vitelogénicos jóvenes y/o tardíos, y la fase sexual macho a nivel de espermatogonias, espermatoцитos primarios o meiosis.
- **Intersexuales hembra maduros**, con la fase sexual hembra con predominancia de ovocitos postvitelogénicos, y la fase sexual macho a nivel de espermatogonias, espermatoцитos primarios, meiosis o espermátidas.

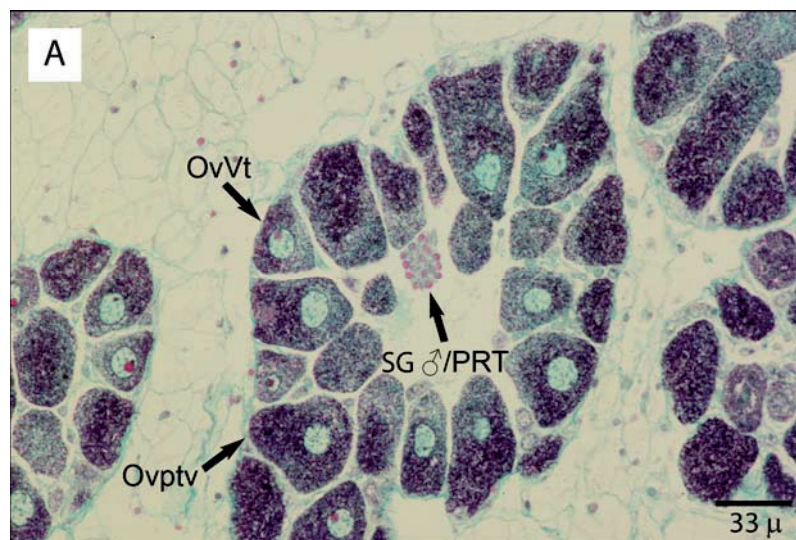


Fig. 6.14. Clase sexual Intersexual Hembra. OvVt: Ovocito Vitelogénico temprano; Ovptv: Ovocito postvitelogénico; SG♂/PRT: Proliferación con Reducción de Tamaño de una serie gametogénica macho.

En este caso, nunca se van a encontrar **dos etapas** en una fase sexual hembra en desarrollo (como ocurre en la clase sexual intersexual macho), ya que el animal, hasta que hace la puesta de la fase sexual hembra, no desarrolla una nueva fase hembra. Sí se pueden observar ovogonias silentes u ovocitos previtelogénicos, pero nunca en cantidad suficiente como para constituir una nueva fase sexual hembra.

La evolución temporal de esta clase sexual puede originar dos situaciones:

- La fase sexual hembra madura y hace la puesta, pasando la fase sexual macho a ser funcional (Fig. 6.15).



Fig. 6.15. Esquema representativo de la evolución en el medio natural de la clase sexual Intersexual hembra, representada en la Figura 6.13, con puesta de la fase hembra. P♀: puesta de la fase sexual hembra.

Esta situación es común en animales de **un año o más** en las estaciones de **primavera** y **principios de verano**, y en **otoño**.

- La fase sexual macho no-funcional se desarrolla más rápidamente que la fase sexual hembra, la adelanta y pasa a ser funcional. La funcionalidad hembra no se consume, ya que no hay puesta hembra (Fig. 6.16).

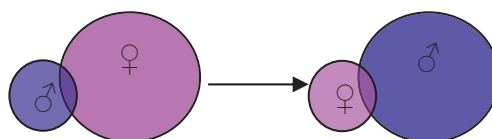


Fig. 6.16. Esquema representativo de la evolución en el medio natural de la clase sexual Intersexual hembra, representada en la Figura 6.13, donde no hay puesta de la fase sexual hembra y, además, esta fase es adelantada en desarrollo por la fase sexual macho.

Esta situación es común en condiciones desfavorables, como **invierno**, y, en cualquier estación, en un alto porcentaje de animales de **0 años de edad**.

Cambio de fase sexual de macho a hembra (CFS \rightarrow)

Esta clase sexual es una clase sexual de puesta, acontece cuando la fase sexual masculina está realizando la puesta. Ambas fases sexuales se encuentran en desarrollo, la fase sexual macho es la funcional y está madura y en puesta; la fase sexual hembra tiene un grado de desarrollo menos avanzado que la fase macho. Es decir, al finalizar la puesta de la fase macho, sólo estará en desarrollo la fase hembra. En el cambio de fase sexual de macho a hembra siempre surge una hembra pura (Fig. 6.17).

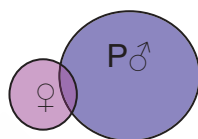


Fig. 6.17. Esquema representativo de la clase sexual Cambio de fase sexual de macho a hembra. P \rightarrow : puesta de la fase sexual macho.

Citológicamente, la fase sexual macho está a nivel de espermatozoides y en puesta, pudiendo quedar algunas espermátidas a punto de madurar a espermatozoides, así como espermatogonias primarias silentes. La fase sexual hembra está menos desarrollada que la macho, y puede ser inmadura o estar en vitelogénesis (Fig. 6.18).

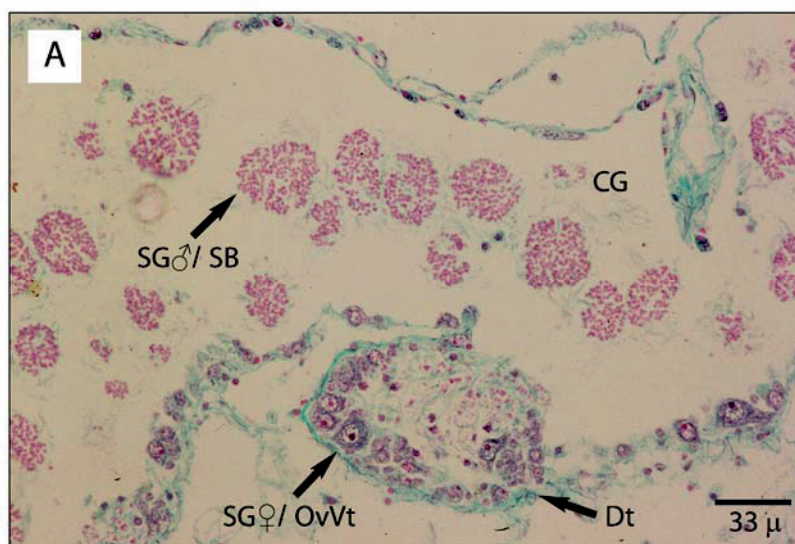


Fig. 6.18. Clase sexual Cambio de Fase Sexual de Macho a Hembra. CG: Canal Genital; Dt: Divertículo folicular; SG \rightarrow /SB: Fase sexual macho con sus series gametogénicas ya desarrolladas a nivel de sperm-balls (bolas espermáticas); SG \rightarrow /OvVt: Fase sexual hembra con sus series gametogénicas desarrolladas a nivel de ovogonias y de ovocitos vitelogénicos tempranos. Se observan las bolas espermáticas en el canal genital y que están siendo liberadas al exterior; simultáneamente, se comienza a desarrollar la fase sexual hembra, adherida tanto a la pared del canal genital como a la pared de los folículos gonadales.

Fisiológicamente, a continuación de la puesta de la fase sexual macho, cuando surge la fase sexual hembra, pueden darse tres situaciones:

- La fase sexual hembra que surge se constituye en **hembra pura**, no hay fase sexual macho. La fase hembra madura y hace la puesta, es decir, es un **cambio de fase sexual efectivo**, ya que se pasa de una funcionalidad macho a una funcionalidad hembra que llega a poner.

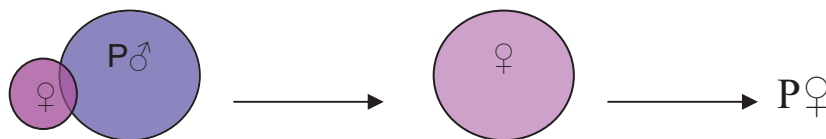


Fig. 6.19. Esquema representativo de la evolución en el medio natural de la clase sexual Cambio de fase sexual de macho a hembra, representada en la Figura 6.17, con puesta posterior de la fase hembra ejecutada por una Hembra pura. P♂: puesta de la fase sexual macho; P♀: puesta de la fase sexual hembra.

Esta situación es común en animales de un **año o más**, o en un pequeño porcentaje de animales de **0 años**, en las estaciones con las condiciones ambientales favorables (**primavera o principios de verano**).

- La **Hembra pura**, que surge en el cambio de fase sexual, no está completamente madura y mientras completa su maduración, y pone, surge una fase sexual macho. Es decir, la funcionalidad hembra es efectiva, ya que llega a puesta, pero no lo hace como Hembra pura, sino que antes pasa a **Intersexual hembra**, al surgir la fase sexual macho (Fig. 6.20).

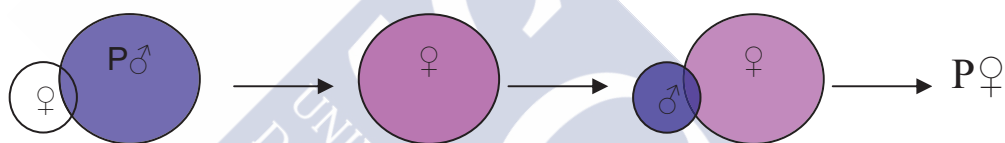


Fig. 6.20. Esquema representativo de la evolución en el medio natural de la clase sexual Cambio de fase sexual de macho a hembra, representada en la Figura 6.17, con puesta hembra ejecutada por un Intersexual hembra. En este caso, después de la puesta de la fase sexual macho, se desarrolla inicialmente una hembra pura, pero mientras que la fase sexual hembra madura también se inicia el desarrollo, menos avanzado, de una fase sexual macho. El individuo termina siendo un Intersexual hembra que, finalmente, hace la puesta de la fase hembra. P♂: puesta de la fase sexual macho; P♀: puesta de la fase sexual hembra.

Esta situación es común en animales de un **año o más**, o en un pequeño porcentaje de animales de **0 años**, en las estaciones donde las condiciones son intermedias (**otoño**).

- La Hembra pura, que surge en el cambio de fase sexual, tiene su fase sexual inmadura, y mientras que esta fase se desarrolla y madura, aparece una fase sexual macho, que evoluciona más rápidamente que la fase hembra y la adelanta en desarrollo, pasando el sexo funcional de ser hembra a ser macho. No es un cambio de fase sexual efectivo, ya que la fase sexual hembra no llega a puesta, sino que la puesta la realiza la fase sexual macho. Con lo cual, el **cambio de fase sexual no es efectivo**, sino aparente (Fig. 6.21).

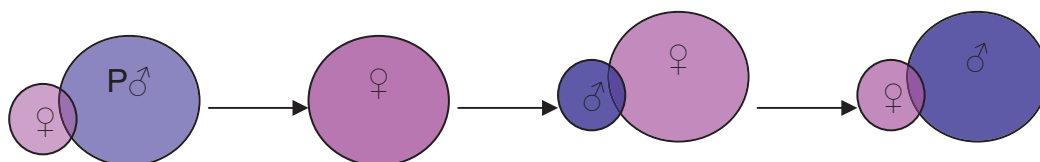


Fig. 6.21. Esquema representativo de la evolución en el medio natural de la clase sexual Cambio de fase sexual de macho a hembra, representada en la Figura 6.17, pero sin puesta de la fase hembra. No es un cambio de fase sexual efectivo, sino aparente. Después de la puesta de la fase sexual macho ($P_{\text{♂}}$) se desarrolla una fase sexual hembra que no llega a madurar; simultáneamente, se desarrolla una fase sexual macho que adelanta en desarrollo a la fase sexual hembra, madura y hace la puesta. Con lo cual, hay dos puestas de fase sexual macho, la primera y la última, y en medio se desarrolla una fase sexual hembra que no llega a madurar.

Esta situación es común en animales de **cualquier edad** en estaciones desfavorables (**invierno**), y en un alto porcentaje de animales de **0 años** durante **todo el año**.

Cambio de fase sexual de hembra a macho ($\text{CFS}_{\text{♀} \rightarrow \text{♂}}$)

Esta clase sexual es una clase sexual de puesta, ocurre cuando la fase sexual femenina está realizando la puesta. Ambas fases sexuales se encuentran en desarrollo, la fase hembra está completamente madura, en puesta o con señales de puesta inmediata, y la fase macho está en un grado de desarrollo menos avanzado que la fase hembra; es decir, después de la puesta de la fase hembra sólo estará en desarrollo una fase sexual macho (Fig. 6.22).

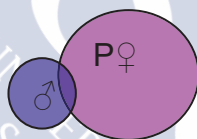


Fig. 6.22. Esquema representativo de la clase sexual Cambio de fase sexual de hembra a macho. $P_{\text{♀}}$: puesta de la fase sexual hembra.

Citológicamente, la fase sexual hembra está a nivel de ovocitos postvitelogénicos y en puesta, pudiendo observarse, también, ovogonias silentes. La fase sexual macho está en un grado de desarrollo menos avanzado que la fase sexual hembra (Fig. 6.23).

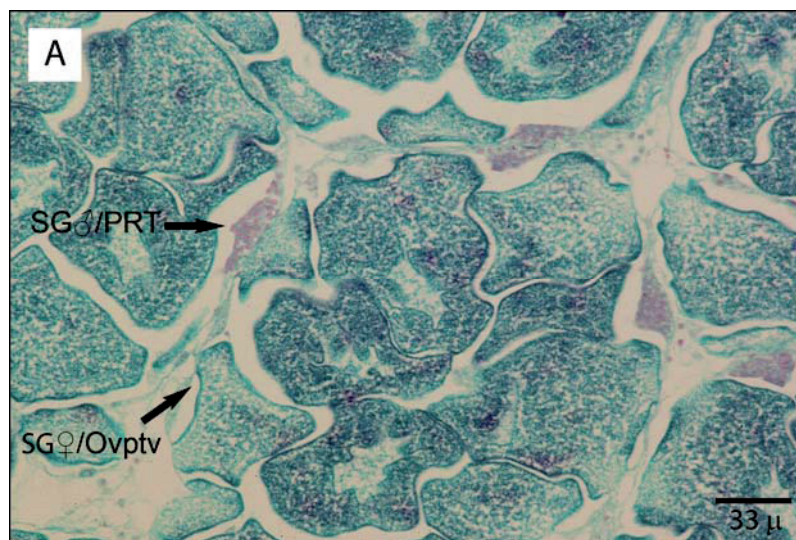


Fig. 6.23. Clase sexual Cambio de Sexo de hembra a macho. SG♂/PRT: Fase sexual macho, cuyas series gametogénicas están en PRT (Proliferación con Reducción de Tamaño); SG♀/Ovptv: Fase sexual hembra, cuyas series gametogénicas consisten en ovocitos postvitelogénicos (Ovptv). Se observan ovocitos postvitelogénicos en GVBD, maduros, situados en el centro de los folículos gonadales, listos para la puesta.

Fisiológicamente, a continuación de la puesta de la fase hembra, predeciblemente debería surgir un macho puro, pero el tiempo que se mantiene sólo la fase macho es minúsculo, ya que rápidamente surge otra fase sexual hembra. Es decir, lo que realmente aparece es un **Intersexual macho** (Fig. 6.24).

Los cambios de fase sexual de hembra a macho siempre son efectivos, es decir, la fase sexual macho que queda después de la puesta de la fase hembra siempre se desarrolla y hace, posteriormente, otra puesta, porque la otra fase sexual hembra, que también surge a continuación, se desarrolla mucho más lentamente.

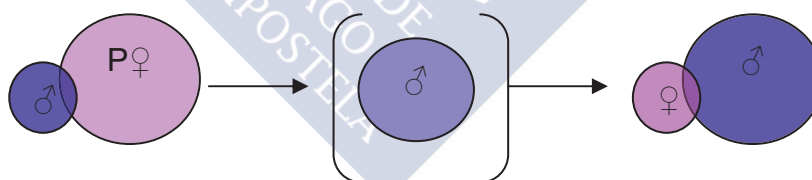


Fig. 6.24. Esquema representativo de la evolución en el medio natural de la clase sexual Cambio de fase sexual de hembra a macho representada en la Figura 6.22. A continuación de la puesta de la fase sexual hembra (P♀), se desarrolla, madura y pone la fase sexual macho pero, mientras la fase macho se está desarrollando, aparece, nuevamente, otra fase sexual hembra.

El cambio de fase sexual de hembra a macho es muy difícil de ver, ya que, al contrario de la fase sexual macho, que tiene una puesta más o menos prolongada, la puesta de la fase sexual hembra es muy rápida y la gónada se vacía rápida y completamente de ovocitos. Además, a continuación de la puesta de la fase hembra, las ovogonias silentes se empiezan a desarrollar inmediatamente. Con lo que es complicado observar al animal justo en el momento de la puesta de la fase hembra, o con restos de ovocitos postvitelogénicos.

Intersexual macho – hembra (IS♂♀)

Ambas fases sexuales se encuentran en un nivel similar de desarrollo (Fig. 6.25).

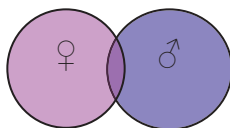


Fig. 6.25. Esquema representativo de la clase sexual Intersexual macho-hembra.

Citológicamente, tanto la fase sexual macho como la hembra pueden estar en cualquier nivel de desarrollo, pero siempre es similar en ambas fases (Fig. 6.26). De este modo, se pueden encontrar diferentes casos atendiendo al grado de desarrollo de cada una de las fases sexuales:

- **Intersexuales macho-hembra inmaduros**, las series gametogénicas de la fase sexual macho están, predominantemente, a nivel de espermatogonias y/o espermatocitos primarios, y las de la fase sexual hembra están a nivel de ovogonias, ovocitos previtelogénicos y ovocitos vitelogénicos jóvenes.
- **Intersexuales macho-hembra en maduración**, en la fase sexual macho hay predominancia de meiosis y/o espermátidas, y la fase sexual hembra está a nivel de ovocitos vitelogénicos jóvenes y/o tardíos.
- **Intersexuales macho-hembra maduros**, la fase sexual macho tiene predominancia de espermatozoides, y la fase sexual hembra tiene predominancia de ovocitos vitelogénicos tardíos y ovocitos postvitelogénicos.

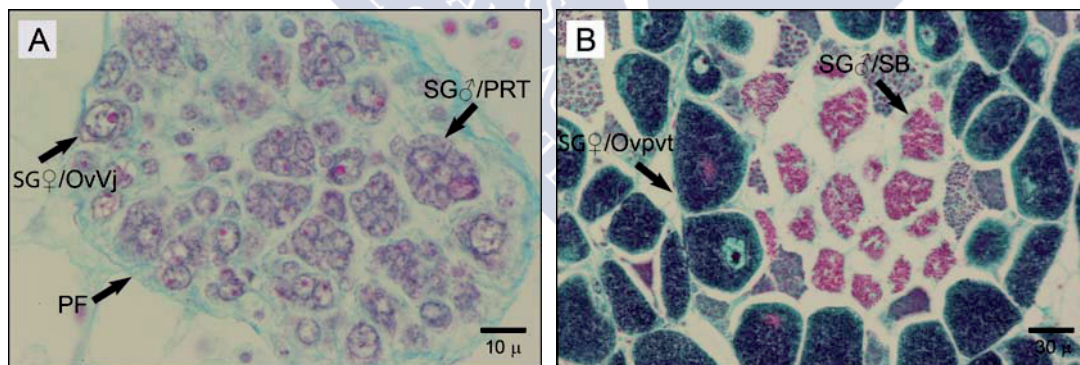


Fig. 6.26. Clase sexual Intersexual macho- hembra. A. Intersexual macho- hembra inmaduro. B. Intersexual macho- hembra maduro. PF: Pared Folicular; SG♀/Ovptv: Fase sexual hembra conteniendo series gametogénicas que consisten en ovocitos vitelogénicos tardíos y ovocitos postvitelogénicos. SG♀/OvVj: Fase sexual hembra conteniendo series gametogénicas que consisten en ovocitos vitelogénicos jóvenes; SG♂/PRT: Fase sexual macho cuyas series gametogénicas están en PRT (Proliferación con Reducción de Tamaño).

La **intersexualidad macho-hembra** es una situación **puntual** en el tiempo, es decir, ocurre cuando las fases sexuales masculina y femenina se encuentran en un estadio similar de desarrollo de sus respectivas series gametogénicas, pero en un momento anterior y en otro posterior predomina una de las fases sexuales. Generalmente, la fase sexual hembra en desarrollo es alcanzada por la fase sexual macho, que evoluciona más rápidamente y, al final, la acaba sobrepasando. Es decir, un intersexual macho-hembra siempre acabará originando un Intersexual macho y, por lo tanto, terminará

produciendo la puesta de una fase sexual macho, ya que esta fase sexual se desarrolla más rápidamente que la fase sexual hembra. El siguiente diagrama recoge la formación y la evolución de un Intersexual macho-hembra:

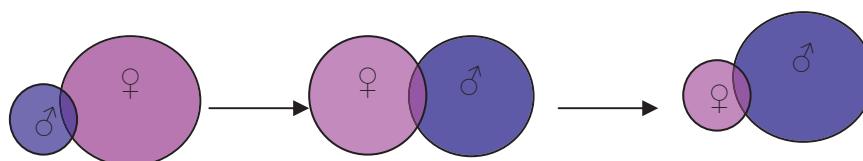


Fig. 6.27. Esquema representativo de la evolución en el medio natural de la clase sexual Intersexual macho-hembra; el diagrama recoge la génesis y la evolución de esta clase sexual.

Esta clase sexual es más frecuente cuando el desarrollo de las fases sexuales masculina y femenina es más lento (otoño, invierno), ya que ambas fases sexuales mantienen durante más tiempo un grado similar de desarrollo, siendo la causa principal que la fase sexual macho ralentiza su desarrollo y tarda más en adelantar a la fase hembra.

6.2.4 Reposo y Restauración de la gónada

Llamamos Reposo-Restauración (RR) a un estadio que manifiesta la gónada de *Ostrea edulis* cuando los individuos finalizan un ciclo reproductivo anual y van a comenzar el siguiente. El estadio RR no es una clase sexual, sino que es un estado de la gónada y, además, es un marcador de la finalización de un ciclo reproductivo y el inicio del siguiente.

El estadio RR ocurre al final de un ciclo reproductor cuando, a continuación de la puesta de una fase sexual, no se desarrolla ninguna fase sexual nueva y la gónada entra en un periodo de inactividad gametogénica. El individuo que entra en RR ha cumplido su ciclo reproductivo anual en el que ha desarrollado, dependiendo de las condiciones ambientales, una, dos o tres fases sexuales –con sexualidad generalmente alternativa– haciendo la puesta de cada una de ellas.

El animal que lleva a cabo la última puesta de su ciclo reproductivo anual, ya sea la puesta de la fase sexual macho o de la fase sexual hembra, antes de entrar en el estadio RR, siempre será un **Macho puro**, si la última puesta va a ser de la fase sexual macho, o una **Hembra pura**, si la última puesta va a ser de la fase sexual hembra. Esto es así porque a continuación de la última puesta del ciclo reproductivo se detiene el desarrollo gametogénico, es decir, hasta la **Restauración** no se desarrollarán nuevas fases sexuales, con lo que al final de un ciclo reproductor sólo habrá una fase sexual madura y, por lo tanto, una clase sexual pura, macho puro o hembra pura.

Además de por la inactividad gametogénica, el estadio RR se caracteriza por un aumento de la producción del tejido de reserva, que se manifiesta en la formación de nódulos de células vesiculares (VC) en el tejido conjuntivo del espacio gonadal y, también, por la presencia, en el interior del canal genital y de los folículos gonadales, de la **masa celular conjuntiva**, en distinta cantidad según el punto de reposo-restauración en que se encuentre la gónada. A medida que el reposo avanza y se inicia la restauración la cantidad de masa celular conjuntiva aumenta, siendo ésta el origen de las nuevas fases sexuales que se desarrollarán en el próximo ciclo reproductor.

La **Restauración** viene a continuación del **Reposo** y no es más que el nuevo inicio de la actividad gametogénica, y marca el inicio del nuevo ciclo reproductor.

Los animales que están en el estadio de Reposo-Restauración, a diferencia de aquéllos que son Indeterminados en cuanto al desarrollo de sus fases sexuales, completaron al menos un ciclo reproductivo, es decir, tienen como mínimo una capa de folículos gonadales, los cuales, al igual que el

canal genital se retraen, quedando muy poco espacio de luz en su interior. El espacio interior del canal genital y de los folículos gonadales se irá recuperando a medida que se vayan desarrollando nuevas fases sexuales durante la Restauración.

Según el momento del estadio de Reposo-Restauración (RR) en que se examina histológicamente la gónada del animal, se pueden observar los siguientes tipos de RR, que a continuación se relacionan y describen. Para señalar los tipos de RR hemos establecido una nomenclatura de símbolos que se lee del siguiente modo: el símbolo sexual (♂, ♀) a la izquierda de **RR** señala la fase sexual que realizó la última puesta del ciclo reproductor ya finalizado; el símbolo sexual a la derecha de **RR** indica la fase sexual que inicia su desarrollo para comenzar el nuevo ciclo reproductor. A su vez, se contemplan las situaciones en que el molusco está: a) entrando en Reposo; b) está en Reposo, pero ya está iniciando la Restauración para comenzar el siguiente ciclo reproductivo; c) se observan, o no, restos de la fase sexual que realizó la última puesta del ciclo reproductivo ya finalizado; d) las fases sexuales que inician su desarrollo en el comienzo del siguiente ciclo reproductor. A continuación se describen los tipos de **RR** que hemos observado:

- El animal está **entrando en Reposo**, con lo que se observarán restos de la última puesta, pero aún no hay signos de **Restauración**. Aquí, según la fase sexual que hizo la última puesta, se pueden encontrar los siguientes tipos de RR:
 - ♂**RR**: La última puesta antes del reposo es de la fase sexual macho, pero aún no se observan indicios de restauración, es decir, no hay ninguna nueva fase sexual en desarrollo. Citológicamente se pueden observar restos de bolas espermáticas o de espermatozoides, pertenecientes a la última puesta del ciclo reproductor. No se puede predecir cuál será la fase sexual dominante en el siguiente ciclo reproductor.

En la Fig. 6.28 se muestra este tipo de RR donde, además, la luz del canal genital y de los folículos gonadales aún es bastante amplia, ya que la liberación de la última puesta madura es reciente.

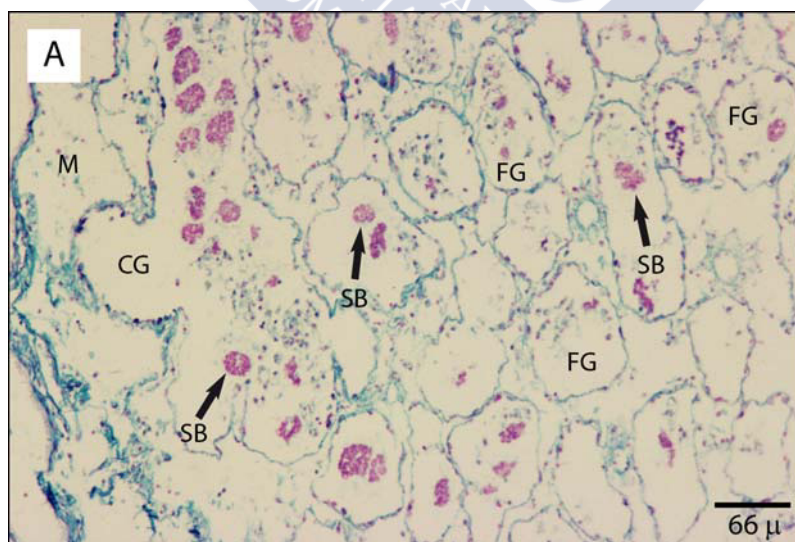


Fig. 6.28: Macho puro entrando en reposo, tipo de estadio: ♂RR. CG: Canal Genital; FG: Folículo Gonadal; M: Manto; SB: Sperm-Balls (Bolas espermáticas).

- ♀**RR**: En este caso, la última puesta del ciclo reproductor es la de la fase sexual hembra, y la lleva a cabo una **Hembra pura**, pero, al igual que en el caso anterior, no hay signos de desarrollo de una nueva fase sexual, es decir, aún no se inició la **restauración**. No se puede predecir cuál será la fase sexual dominante en el siguiente ciclo reproductor.

Citológicamente se observan restos de ovocitos postvitelogénicos. En la Fig. 6.29 se muestra una imagen de este tipo de estadio Reposo-Restauración; se puede ver que los folículos gonadales están relativamente retraídos; asimismo, hay una gran cantidad de nódulos de células vesiculares.

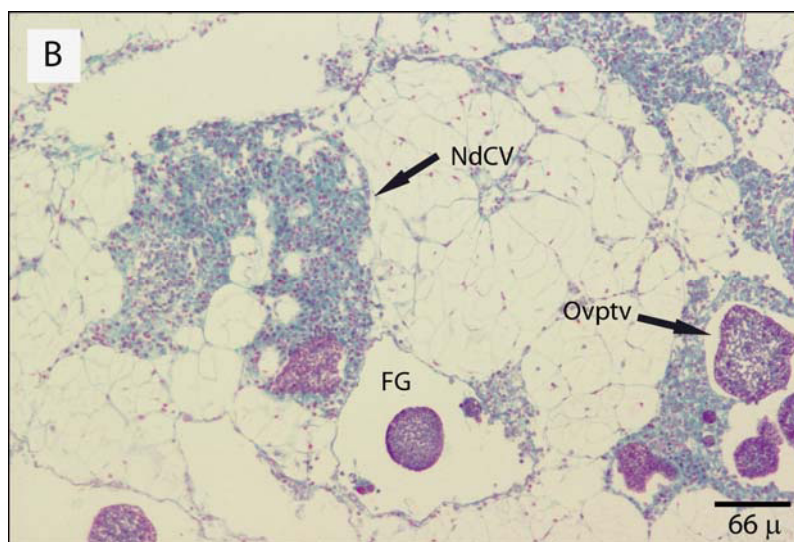


Fig. 6.29. Hembra pura entrando en reposo, tipo de estadio: ♀RR. FG: Folículo Gonadal; NdCV: Nódulos de Células Vesiculares (CV); Ovptv: Ovocito postvitelogénico.

- El animal está en **pleno reposo**, no quedan restos de la última puesta y aún no se inició la **restauración**:
-
- **RRI** (reposo-restauración indiferenciado): No se observa ninguna fase sexual, ya sea como residuo de la anterior puesta o iniciándose de nuevo (Fig. 6.30). Este estado se puede confundir con la clase sexual **Indiferenciado**, pero hay dos diferencias clave con esta clase sexual, que son: en el **RRI** siempre hay, al menos, una fila de folículos gonadales, es decir, el animal completó como mínimo un ciclo reproductivo, y, también, tanto el canal genital como los folículos gonadales tienen una luz reducida, indicativo de la inactividad gametogénica y de la lejanía relativa de la última puesta. No se sabe cuál fue la última fase sexual que realizó la puesta y, tampoco, se puede predecir cuál será la fase sexual dominante en el siguiente ciclo reproductor.

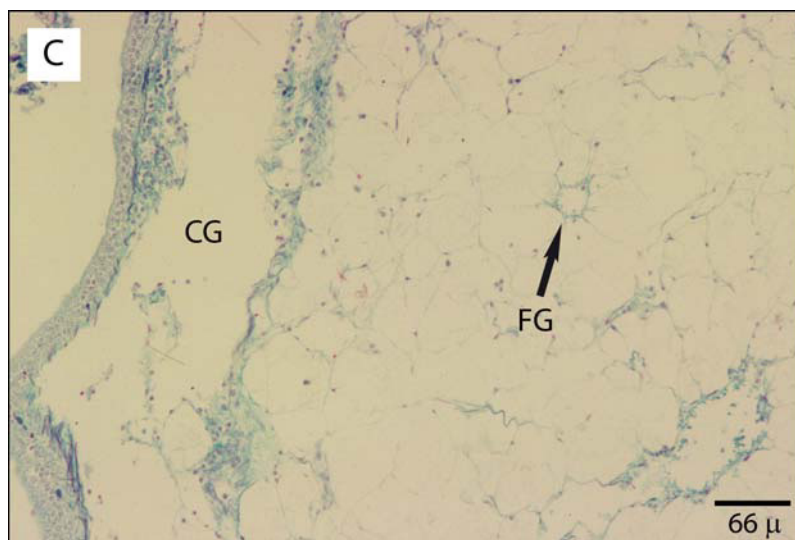


Fig. 6.30. Gónada en estado de Reposo sin restos de fases sexuales, tipo de estadio: RRI. CG: Canal Genital; FG: Folículo Gonadal.

- El animal está **saliendo del Reposo y entrando en la Restauración**, pero quedan restos de la puesta de la fase sexual anterior. Aquí, según la fase sexual que hizo la última puesta y la fase sexual que inicia su desarrollo en el nuevo ciclo reproductor, se pueden encontrar los siguientes tipos de RR:

- ♂RR♂: La última puesta del ciclo reproductor pertenece a un macho puro, que pone como macho y, en la restauración, se desarrolla exclusivamente una fase sexual macho. Citológicamente se verían restos de bolas espermáticas, pertenecientes a la puesta de la fase sexual macho previa al Reposo, así como espermatogonias primarias y espermatogonias secundarias en proliferación con reducción de tamaño (PRTs), pertenecientes a la nueva fase sexual macho en desarrollo.

Este tipo de estadio de reposo-restauración es teórico, ya que **nunca se observó un macho puro inicial** desarrollándose en un nuevo ciclo reproductor. Este hecho manifiesta que la fase sexual macho nunca se desarrolla en exclusividad, excepto cuando es la última fase sexual de un ciclo reproductivo y, a continuación, la gónada entra en Reposo; excepto en este caso, cuando se desarrolla una fase sexual macho también lo hace una fase hembra, aunque la fase sexual macho sea dominante.

- ♂RR♀: El individuo realiza la última puesta del ciclo reproductor como **Macho puro**, sin embargo, durante la **Restauración**, desarrolla una fase sexual hembra. Citológicamente, se observan restos de bolas espermáticas, pertenecientes a la puesta de la fase sexual macho previa al Reposo, así como ovogonias y, a veces, ovocitos previtelogénicos, correspondientes a la nueva fase sexual en desarrollo. Aquí, se puede predecir que, probablemente, la fase sexual predominante en el nuevo ciclo reproductor será hembra (Fig. 6.31).

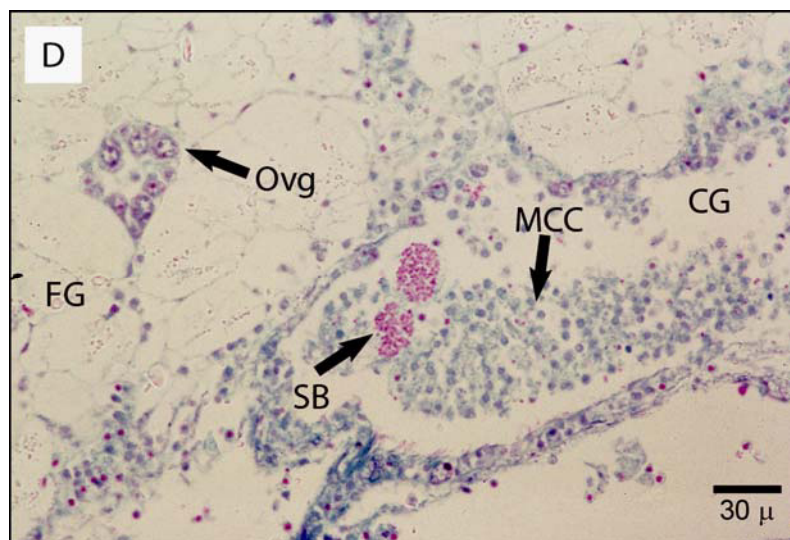


Fig. 6.31. Gónada entrando en reposo como macho y saliendo como hembra, tipo de estadio de reposo: ♂RR♀. CG: Canal Genital; FG: Folículo Gonadal; MCC: Masa Celular Conjuntiva; Ovg: Ovovogonia; SB: Sperm-Balls (Bolas espermáticas).

- ♂RR♂♀: La última puesta pertenece a un **macho puro**, pero durante la restauración se desarrollan las fases sexuales. Citológicamente, se observan restos de bolas espermáticas, correspondientes a la fase sexual macho que hizo la última puesta previa al Reposo; también se observan espermatogonias primarias y, a veces PRTs de espermatogonias secundarias, así como ovogonias y, a veces, ovocitos previtelogénicos, correspondientes, respectivamente, a las nuevas fases sexuales, masculina y femenina, que inician su desarrollo en el nuevo ciclo reproductivo. Aquí, se puede predecir que la nueva fase sexual predominante, dependiendo de las condiciones ambientales, será la macho.
- ♀RR♂: La última puesta que realiza el individuo antes de la entrada en Reposo es la de la fase sexual hembra y, por lo tanto, es una hembra pura la que la realiza. Durante la restauración, para iniciar un nuevo ciclo reproductivo, se desarrolla una fase sexual macho. Citológicamente, se ven restos de ovocitos postvitelogénicos, así como espermatogonias primarias y PRTs de espermatogonias secundarias, correspondientes a la nueva fase sexual macho; también se observan ovogonias, pero la fase sexual macho está más desarrollada. Aquí se puede predecir que la fase sexual predominante en el siguiente ciclo reproductivo será la de macho. Nunca se observó durante el estudio.
- ♀RR♀: La última puesta que realiza el individuo, en el ciclo reproductor, antes de entrar en el Reposo es la de la fase sexual hembra y, en la restauración, la única fase sexual que se desarrolla es la de hembra. Citológicamente, se ven restos de ovocitos postvitelogénicos, pertenecientes a la última fase sexual hembra que realizó la puesta, así como ovogonias y ovocitos previtelogénicos, correspondientes a la nueva fase sexual hembra en desarrollo. Aquí, dependiendo de las condiciones ambientales, es probable que la fase sexual dominante en el siguiente ciclo reproductivo sea la hembra.
- ♀RR♂♀: Al igual que en los dos casos anteriores, la última puesta que realiza el animal es la de la fase sexual hembra. En la restauración, inician su desarrollo las dos fases sexuales. Citológicamente se observan restos de ovocitos postvitelogénicos, pertenecientes a la última puesta de la fase sexual hembra, así como espermatogonias primarias y, a veces, PRTs de espermatogonias secundarias de la nueva fase sexual macho; también se observan ovogonias y ovocitos previtelogénicos de la nueva fase sexual hembra en desarrollo. En el nuevo ciclo reproductor, es probable que la fase sexual dominante sea la macho.

- El animal está **entrando en Restauración** y no quedan restos de la puesta de la última fase sexual dominante del ciclo reproductivo que está finalizando:

- **RR♂**: No se ven restos de la fase sexual que hizo la puesta previa al reposo, y en la restauración se desarrolla una fase sexual macho. Citológicamente, se pueden observar espermatogonias primarias y PRTs de espermatogonias secundarias, pertenecientes a la nueva fase sexual macho en desarrollo.

Este tipo de estadio de reposo-restauración es teórico, ya que **nunca se observó** el desarrollo de un macho puro inicial al principio de un ciclo reproductivo; lo que normalmente ocurre es que cuando se desarrolla una fase sexual macho también lo hace una fase hembra, aunque la fase sexual macho sea dominante.

- **RR♀**: No quedan restos de la fase sexual que hizo la puesta previa al reposo, y en la restauración se desarrolla una fase sexual hembra. Citológicamente, se observan ovogonias y ovocitos previtelogénicos, correspondientes a la nueva fase sexual hembra en desarrollo. Aquí, se puede predecir que en el nuevo ciclo reproductivo, la primera fase sexual dominante es probable que sea la hembra, pero dependerá de las condiciones ambientales (Fig. 6.32).

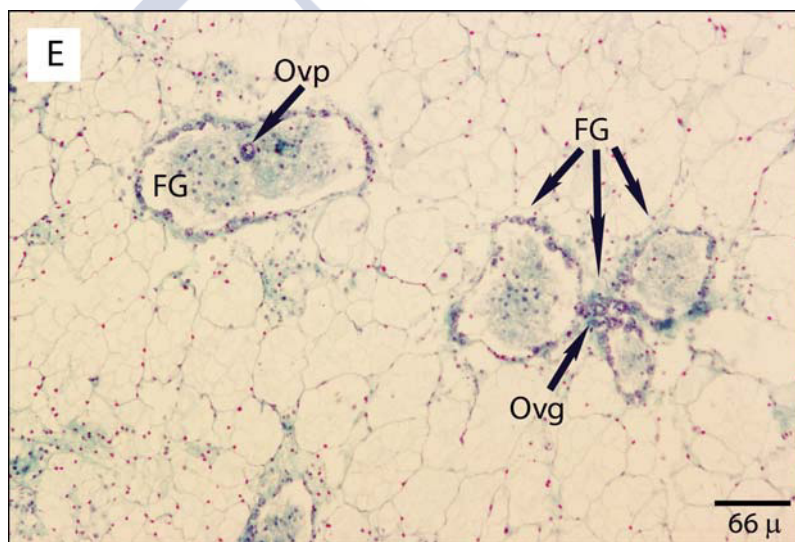


Fig. 6.32. Hembra iniciando la restauración en el tipo de estadio: RR♀. FG: Folículo Gonadal; Ovg: Ovogonia; Ovp: Ovocito previtelogénico.

- **RR♂♀**: No se ven restos de la fase sexual que realizó la última puesta previa al reposo, y en la restauración se desarrollan las dos fases sexuales. Citológicamente se observan espermatogonias primarias y PRTs de espermatogonias secundarias, correspondientes a la nueva fase sexual macho; asimismo, también se observan ovogonias y ovocitos previtelogénicos, correspondientes a la nueva fase sexual hembra. Aquí, es probable que en el nuevo ciclo reproductor la primera fase sexual dominante sea la macho.

A continuación, se presentan, en formato de tabla, los diferentes **tipos** del estadio de **Reposo- Restauración** que hemos observado:

Momento del examen histológico de la gónada del animal en el estadio de Reposo- Restauración	Tipos del estadio de Reposo- Restauración
Animal entrando en el Reposo gonadal, y con restos de la fase sexual que realizó la última puesta	♂RR
	♀RR
Animal entrando en el Reposo gonadal, y sin restos de la fase sexual que realizó la última puesta	RRI
Animal en Reposo gonadal e iniciando la Restauración para entrar en un nuevo ciclo reproductor, y con restos de la fase sexual que realizó la última puesta	♂RR♂
	♂RR♀
	♂RR♂♀
	♀RR♂
	♀RR♀
	♀RR♂♀
Animal en Reposo gonadal e iniciando la Restauración para entrar en un nuevo ciclo reproductor, y sin restos de la fase sexual que realizó la última puesta	RR♂
	RR♀
	RR♂♀

Fig. 6.33. Tipos del estadio de Reposo- Restauración. Esta clasificación de los tipos del estadio de Reposo- Restauración atiende al momento en que se examina histológicamente la gónada del animal que está en este estadio. Se contemplan las situaciones en que el molusco está: a) entrando en Reposo; b) está en Reposo, pero ya está iniciando la Restauración para comenzar el siguiente ciclo reproductivo; c) se observan, o no, restos de la fase sexual que realizó la última puesta del ciclo reproductivo ya finalizado; d) las fases sexuales que inician su desarrollo en el comienzo del siguiente ciclo reproductor. RR: estadio de Reposo- Restauración. Para leer el símbolo de cada uno de los tipos del estadio de Reposo- Restauración se procede así: el símbolo sexual (♂,♀) a la izquierda de RR señala la fase sexual que realizó la última puesta del ciclo reproductor ya finalizado; el símbolo sexual a la derecha de RR indica la fase sexual que inicia su desarrollo para comenzar el nuevo ciclo reproductor.

6.3 Discusión

Ostrea edulis es una especie larvípara, bisexual, intersexual y asincrónica, que tiene una sexualidad **consecutiva rítmica protándrica** (Coe, 1943b), cuya expresión manifiesta un perfil de características muy similar al de la especie *Ostrea lurida*, ostra californiana, (Coe, 1943b). El estudio de la sexualidad de *Ostrea edulis* tiene interés teórico y práctico; teórico, por la condición bisexual y el tipo de sexualidad de sus individuos y, práctico, por su importancia como recurso económico; en ambos casos, la sexualidad de esta especie ocupa un lugar central y atrae la atención de investigadores. Dos autores han destacado en el estudio de la sexualidad de *Ostrea edulis*, centrando su investigación, principalmente, en describirla (Coe, 1934, 1943b; Cole, 1941, 1942), pero los procesos moleculares que soportan esta sexualidad, así como su regulación por factores endógenos y exógenos, todavía no se conocen.

Ostrea edulis despliega su bipotencialidad sexual, intersexual y asincrónica desarrollando sus fases sexuales –masculina y femenina–, y realizando sus respectivas puestas, varias veces en un ciclo reproductivo anual. Para comprender cómo esta especie maneja el dinamismo de sus fases sexuales y cómo los factores ambientales afectan a su desarrollo y puesta, consideramos que es necesario establecer un **sistema de clasificación** que describa y ordene la sexualidad actual y la sexualidad funcional de sus organismos. Y ésta es la contribución que, esperamos, realice este capítulo. Tal aportación consiste en dos aspectos: a) afirmar, y dejar demostrado, la gran importancia que tiene el examen histológico y citológico de la gónada de los individuos para conocer, e interpretar, el estado actual de su gonadogénesis y gametogénesis, y b) definir y aplicar seis conceptos potentes que sirvan de herramientas para entender y sintetizar la dinámica de las fases sexuales y del ciclo reproductor, tanto en el medio natural como en los acondicionamientos; tales conceptos son los de: **fase sexual***, **serie gametogénica***, **sexo funcional***, **clase sexual***, **cambio de sexo*** y **estadio de Reposo-Restauración**. A causa de la extensión de su definición y explicación, y para facilitar su accesibilidad, los cinco primeros conceptos se definen en el glosario de conceptos de esta tesis, y el último se define, describe y aplica en este capítulo.

Una **clase sexual** es una interpretación histológica, a modo de "foto fija", del estado dinámico, momentáneo o prolongado en el tiempo, en que se encuentran el despliegue y el desarrollo de las fases sexuales –masculina y femenina– en toda la gónada de un individuo. La definición histológica precisa de las clases sexuales permite disponer de una batería de ellas, que se revela útil para condensar el desarrollo de las fases sexuales de un individuo –y de una población– tanto en un ciclo reproductor, como de un ciclo reproductor al siguiente. La asignación de un **sexo funcional** a una clase sexual la complementa, y facilita visualizar el dinamismo con el que el individuo expresa sus fases sexuales. Es más, la pareja **clase sexual/sexo funcional** permite estudiar la **sex-ratio** de una población en un ciclo reproductivo. A lo largo de un ciclo reproductivo, un individuo de *Ostrea edulis* puede pasar por varias clases sexuales y sexos funcionales. Asimismo, las condiciones del nicho ecológico que habita una población de *Ostrea edulis* y, también, los experimentos de acondicionamiento, pueden variar las clases sexuales y los sexos funcionales que experimentan sus individuos durante un ciclo reproductor.

El estadio de **Reposo-Restauración** (RR) no es una clase sexual, es una situación histológica de la gónada del animal que refleja una etapa funcional de la misma; es un estado frontera de la gónada que marca la finalización de un ciclo reproductivo y el comienzo del siguiente. Durante un ciclo reproductor, y dependiendo de las condiciones del nicho ecológico, los individuos de *Ostrea edulis* experimentan el desarrollo consecutivo y rítmico de varias fases sexuales, varios sexos funcionales y varias puestas; cuando todos estos fenómenos han ocurrido, la gónada queda exhausta y entra en el estadio de Reposo-Restauración; este estadio tiene dos caras o etapas, sucesivas y adyacentes, que, a veces, son difíciles de diferenciar: la primera es el reposo y, la segunda, es la restauración; en el reposo, la gónada no manifiesta actividad gametogénica y, en la restauración, la gónada comienza la producción de las fases sexuales que se incorporarán al siguiente ciclo reproductor.

Una característica del estadio **RR** es la alta producción de **tejido de reserva**, en forma de células vesiculares (VC), en el espacio gonadal; estas VCs aparecen primero con pequeño tamaño y agrupadas en nódulos y, progresivamente, aumentan de tamaño conforme acumulan material de reserva (glucógeno, principalmente). Las VCs se producen en las dos etapas del estadio **RR**, es decir, en la de reposo y en la de restauración.

En *Ostrea edulis*, es importante identificar el estadio **RR** por dos razones: a) para deslindar los ciclos reproductivos, esto es, para reconocer el final de un ciclo reproductivo y el comienzo del siguiente; b) para no confundir el estadio **RR** con la condición histológica en que queda la gónada después de la puesta de una, u otra, de las fases sexuales; cuando un animal hace la puesta de una fase sexual no entra en el estadio **RR**, a menos que ésta sea la última puesta de su ciclo reproductivo actual.

La sexualidad de *Ostrea edulis* –entendida como el modo en que sus individuos gestionan la expresión de sus dos fases sexuales durante su historia de vida– es consecutiva, rítmica y protándrica (Coe, 1943b), y es una **adaptación estable** (Mayr, 2001) que aumenta el “*fitness*” reproductor de los organismos de esta especie. La capacidad que tienen sus individuos de suceder rítmicamente sus fases sexuales durante su historia de vida, de tal modo que sus genes se transmitan a la siguiente generación, unas veces en el formato celular de espermatozoide y, otras, en el formato de óvulo, dota al individuo de una flexibilidad reproductiva, con valor adaptativo, frente a las condiciones cambiantes –luz, temperatura y alimento– de su entorno. Los organismos que tienen esta flexibilidad reproductiva aumentan su éxito reproductor en el sentido de que son más eficaces en la transmisión de sus genes a la generación siguiente, y ello revierte en la perdurabilidad de la especie (Trivers & Willard, 1973).

Como organismos intersexuales que son, los individuos de *Ostrea edulis* desarrollan sus dos fases sexuales –masculina y femenina– compartiendo espacio en la gónada, ya sea en los folículos gonadales o en el canal genital. No hemos observado una **inhibición competitiva** de una fase sexual sobre la otra para procurarse su desarrollo a expensas de la misma. Lo que sí es patente es que ambas fases se desarrollan, la mayoría de las veces, una después de la otra, o sea, se suceden, durante un ciclo reproductor; pero esta sucesión es una **sucesión asíncrona incompleta**, porque ambas fases sexuales se desarrollan simultáneamente, pero lo que ocurre es que una fase sexual es más rápida en su desarrollo que la otra y, aquí, precisamente, reside la **asincronía**: en la rapidez del desarrollo de una fase sexual sobre la otra: la **fase sexual masculina** es más rápida en su desarrollo que la **femenina**.

Por tanto, la mayor velocidad de desarrollo de la fase sexual masculina sobre la femenina produce una **asincronía incompleta**, que es el fundamento de que ambas fases se sucedan durante un ciclo reproductor. Además, esta asincronía impide, o reduce significativamente, la posibilidad de autogamia. La causa de la asincronía en el desarrollo entre las fases sexuales masculina y femenina puede estar en la diferente inversión de energía y tiempo que el animal tiene que hacer para desarrollar cada una de ellas: la producción de espermatozoides precisa de menos energía y tiempo que la de ovocitos (Barber & Blake, 1991; Yusa, 2007).

Mantener dos fases sexuales, de diferente género, en desarrollo simultáneo –aunque asincrónico– supone un elevado coste energético para el animal (Charnov, 1982; Kasianov, 2001; Yusa, 2007; West, 2009), pero es un hecho que la selección natural ha mantenido no sólo para la especie *Ostrea edulis* sino, también, para otras especies de la familia *Ostreidae*, como son los casos de *Ostrea lurida* (Coe, 1943b), *Ostrea equestris* (Galtsoff, 1964), *Ostrea puelchana* (Morriconi & Calvo, 1983; Pascual et al., 1989), *Ostrea nomades* (Siddiqui & Ahmed, 2002) y *Ostrea chilensis* (Chaparro et al., 2008). ¿Cuál podría ser la ventaja selectiva de esta adaptación? Probablemente radique en que los individuos de estas especies pueden transmitir sus genes a la siguiente generación en dos formatos celulares diferentes –espermatozoides y huevos– cuya producción requiere diferente inversión de energía y de tiempo, y esta característica dota al individuo de una

flexibilidad reproductiva para adaptarse a las condiciones cambiantes de su nicho ecológico (Ghiselin, 1969; Charnov, 1982; Kasianov, 2001; Yusa, 2007; West, 2009).

En los organismos con reproducción sexual, la transmisión de los genes a la siguiente generación es una urgencia vital del individuo a la que éste asigna recursos energéticos que obtiene de su entorno (Ghiselin, 1969; Trivers & Willard, 1973; Charnov, 1982; West, 2009), y los individuos que así se reproducen tienen dos modos de transmitir sus genes: en forma de **espermatozoides** y en forma de **huevos**. Cada una de ellas proporciona al individuo diferente éxito en la transmisión de sus genes (Trivers & Willard, 1973), y a su producción asigna diferente cantidad de energía, destinando más energía a la producción de ovocitos que a la de espermatozoides (Charnov, 1982; West, 2009). Teniendo la capacidad de producir ambas formas de gametos, aunque sea más costoso, el individuo aumenta su éxito en la transmisión de sus genes a las siguientes generaciones (Heath, 1976), y lo aumenta aún más si puede adaptar la producción de cada tipo de gameto a las condiciones variables de su entorno, y opinamos que éste es el caso de *Ostrea edulis*.

El tipo y la cantidad de gametos que producen los **bivalvos bisexuales** en un ciclo reproductivo, de un ciclo reproductivo a otro, y en su historia de vida, parece que están determinados e influenciados por varios factores, que son: a) su **constitución genética** (Frank & Swingland, 1988; Guo et al., 1988); b) los **parámetros ambientales de su entorno**, como son el alimento, la temperatura y, quizás, el fotoperiodo (Coe, 1943b; Duinker et al., 1999; Saout et al., 1999; Chávez-Villalba et al., 2002; Chávez-Villalba et al., 2003; Chávez-Villalba et al., 2008; Stenyakina et al., 2010; Soye et al., 2011); y c) **la edad y el tamaño del animal** (Ghiselin, 1969; Charnov, 1982; Warner, 1988; Werren & Beukeboom, 1998; Yusa, 2007; West, 2009). Y estos tres factores influyen a los organismos de *Ostrea edulis* en la producción de gametos, lo que queda reflejado en la variación del perfil de sus clases sexuales y sexos funcionales en un ciclo reproductivo.

Las larvas de *Ostrea edulis* son **lecitotróficas** (Gallardo, 1987; Gallardo, 1989; Kasianov, 2001) y son incubadas por el animal en la cavidad paleal. Este tipo de larvas supone para los individuos de *Ostrea edulis* un mayor esfuerzo reproductor en la producción de la fase sexual femenina que en la de la masculina, y esto se deduce del tamaño de los ovocitos postvitelogénicos y de la gran cantidad de vitelo que tienen estas células; en este estudio, los individuos produjeron ovocitos maduros, cargados de vitelo, con un diámetro entre **90 y 150 μm** , siendo más frecuentes los de **100-120 μm** . El mayor esfuerzo reproductor que *Ostrea edulis* destina a producir la fase sexual femenina se traduce en una **asincronía**, ya comentada, en la producción de ambas fases sexuales, e implica que el individuo tiene que dedicar más energía y tiempo al desarrollo y maduración de la fase sexual femenina.

Como se describe y se discute en el capítulo 8, la **asincronía de desarrollo y de maduración** entre las fases sexuales masculina y femenina ya se observa en el medio natural en los animales de menos de un año que desarrollan su **primera gónada** –Clase 0, animales que se fijaron en el mes de junio. Estos animales muestran una **asincronía protándrica**, donde la primera maduración y puesta de la **fase sexual masculina** ocurre a los **4 meses** de edad de los animales (talla media –altura– de 14,3 mm, y una vianda media –peso fresco– de 0,05 g) y, sin embargo, la primera maduración y puesta de la **fase sexual femenina** ocurre a los **11 meses** de edad de los individuos (con una talla de 75,6 mm y una vianda de 2,93 g). ¿Cómo se puede explicar esta asincronía protándrica? Opinamos que hay dos factores que actúan de forma combinada: **a)** el hecho de que para producir los ovocitos, las **series gametogénicas femeninas** tienen que hacer **vitelogénesis**, en tanto que las **masculinas** no precisan hacerlo para fabricar los espermatozoides, y esto implica emplear más tiempo y energía en la producción de los ovocitos; y **b)** la condición de que para elaborar el **vitelo**, los ovocitos necesitan que el animal produzca **vitelogenina** y, probablemente, los animales jóvenes que hacen su primera gónada tardan en equiparse con los procesos bioquímicos que producen esta proteína.

Es conocido que la **vitelogenina** es una proteína necesaria para que los ovocitos de los invertebrados –marinos y terrestres– y de los vertebrados no-placentarios ni marsupiales –también,

marinos y terrestres— produzcan vitelo, como también lo es que el ovocito no produce vitelogenina sino que tiene que ser otro órgano del animal el que la produzca y, generalmente, bajo control endocrino (Valle, 1993; Matozzo et al., 2008); los peces la producen en el hígado y los insectos lo hacen en el cuerpo graso (“fat body”). Así, entre otros, se ha encontrado vitelogenina en hembras de crustáceos (Tsukimura, 2001), insectos (Valle, 1993; Swevers et al., 2005), y peces (Nicolas, 1999). En cuanto a moluscos bivalvos, se ha descubierto vitelogenina en *Crassostrea gigas* (Matsumoto et al., 2003) y en el pectínido *Patinopecten yessoensis* (Osada et al., 2003 y 2004). Hasta donde alcanza nuestra información, no conocemos que se halla estudiado, ni encontrado, vitelogenina en *Ostrea edulis*, pero es una posibilidad que esta especie la tenga; y de ser así, en el proceso de su producción, y en la regulación del mismo, por los organismos de esta especie, podríamos tener el segundo componente explicativo de la asincronía entre las fases sexuales masculina y femenina al que nos referimos más arriba.

Los organismos de *Ostrea edulis* tienen que regular endógenamente, de algún modo, la producción de las fases sexuales masculina y femenina, así como su cadencia, tanto en un ciclo reproductivo como en su historia de vida; y este sistema de regulación tiene que ser sensible a factores de su entorno como son la nutrición, la temperatura y el fotoperiodo, sensibilidad que facultaría a los animales para conformar a los mismos la producción de sus fases sexuales. Tal sistema de regulación podría residir dentro del sistema endocrino del animal, pero no conocemos que, por ahora, se haya estudiado este asunto en *Ostrea edulis*. Sin embargo, este aspecto sí se ha analizado en otros bivalvos, orientándose la investigación hacia las **hormonas esteroideas sexuales**, y, en la mayoría de los casos, resaltando su relación con el desarrollo de la fase sexual femenina (Reis-Henriques et al., 1990; Croll & Wang, 2007; Janer & Porte, 2007; Lafont & Mathieu, 2007; Fernandes et al., 2011).

Así: a) en *Crassostrea gigas*, se ha estudiado la actividad de la enzima aromatasa (Le Curieux et al., 2001); el efecto del estradiol-17 β sobre la vitelogénesis (Li et al., 1998); y se ha identificado la presencia de estrona (E_1), estradiol-17 β (E_2) y estriol (E_3) (Matsumoto et al., 1997); b) en *Crassostrea angulata*, se ha identificado la presencia de testosterona y de estradiol-17 β , relacionándolos con el ciclo reproductivo y, asimismo, se ha estudiado la expresión de un receptor para estrógenos en la gónada de las hembras (Jianbin et al., 2013); c) en el pectínido *Patinopecten yessoensis*, también se han identificado estrona (E_1), estradiol-17 β (E_2) y estriol (E_3) (Matsumoto et al., 1997); d) también en el pectínido, *Mizuhopecten yessoensis*, se ha determinado estradiol-17 β (E_2), progesterona y testosterona, relacionando a estas hormonas con el ciclo reproductivo de los animales (Varaksina & Varaksin, 1991); e) en el venérico *Ruditapes decussatus*, se han determinado progesterona, testosterona y estradiol-17 β (E_2) (Ketata et al., 2007); f) en el mitílido *Mytilus edulis*, se ha observado que el estradiol-17 β aumenta la cantidad de un transcrito de mRNA que codifica para vitelogenina (Ciocan et al., 2010); g) en *Mya arenaria*, se ha identificado la presencia de progesterona en machos y en hembras, informando que la concentración de esta hormona aumenta durante la maduración de la fase sexual masculina, en machos, y durante la puesta, en hembras (Siah et al., 2002); y h) en el solénido *Sinovacula constricta*, se ha determinado la presencia de testosterona y de estradiol-17 β tanto en machos como en hembras, y se ha estudiado la fluctuación de sus concentraciones durante el ciclo reproductivo (Yan et al., 2011).

Es posible que los individuos de *Ostrea edulis* tengan las hormonas sexuales **estrona** (E_1), **estradiol-17 β** (E_2), **estriol** (E_3), **testosterona** y **progesterona**, y que estas hormonas desempeñen un papel importante en la producción y en la regulación de sus fases sexuales masculina y femenina, pero estos asuntos aún tienen que ser estudiados.

Entre otros, hay cuatro componentes principales que es necesario conocer para la explotación comercial rentable de una especie de bivalvo que crece en el medio natural o que se cultiva en parques y en granjas, y son: a) conocer su ciclo reproductor; b) averiguar su tipo de sexualidad; c) saber cómo los individuos de la especie desarrollan y hacen las puestas de sus fases sexuales; y d)

entender cómo los factores del entorno –nutrición, temperatura y fotoperiodo, principalmente– afectan al desarrollo de las fases sexuales y a las puestas de los individuos. Asimismo, el conocimiento de los componentes b) – d) es importante para la producción de semilla en los criaderos.

En el caso de las especies **dioicas**, averiguar su sexualidad y estudiar el desarrollo de sus fases sexuales y puestas es sencillo, pero cuando estamos ante especies con organismos bisexuales el asunto es más complejo y, sobre todo, si los individuos tienen sexualidad consecutiva rítmica; este tema ha sido puesto de relieve por varios autores (Pouvreau et al., 1999; Pouvreau et al., 2000a; Pouvreau et al., 2000b; Rodríguez-Jaramillo et al., 2008; Soyeux, et al., 2011).

La cuestión de averiguar el tipo de sexualidad de especies de moluscos bivalvos bisexuales que actualmente tienen interés comercial ha sido abordada en varias especies, como son: a) *Crassostrea gigas*, determinando que su sexualidad es alternativa protándrica (Lango-Reynoso, 1999; Steele & Mulcahy, 1999); b) la ostra perlífera *Pinctada margaritifera*, de gran importancia comercial porque produce la perla negra. Esta especie es un modelo de la dificultad que se presenta, a veces, en la determinación de la sexualidad; así, Thielley (1993) le atribuyó una sexualidad alternativa protándrica, pero (Pouvreau et al., 2000a; y Pouvreau et al., 2000b) concluyeron que su sexualidad es consecutiva protándrica, y no acaba aquí, porque (Soyez et al., 2011) plantean, aún, que es necesario salir de la duda de si la sexualidad de esta especie es consecutiva protándrica o alternativa protándrica, porque estos autores han observado que, dependiendo de las condiciones ambientales, sus individuos pueden manifestar éste último tipo de sexualidad. Y es que determinar el tipo de sexualidad de esta especie es importante para establecer una sex ratio óptima para la producción de semilla en las granjas donde se explota; c) *Ostrea chilensis*, determinando que su sexualidad es consecutiva rítmica y protándrica (Chaparro et al., 2008); d) el pectínido *Chlamys varia* (la zamburiña), determinando que su sexualidad es consecutiva protándrica (Iglesias, 2012).

El tipo de sexualidad que tiene *Ostrea edulis* se sabe desde los estudios de Cole (1941, 1942), y desde la ordenación de la sexualidad de los bivalvos hecha por Coe (1943b). Además de conocer su sexualidad, consideramos que es necesario organizar cómo los individuos de esta especie desarrollan y suceden sus dos fases sexuales durante un ciclo reproductivo, de un ciclo a otro, y a lo largo de su historia de vida. El seguimiento del desarrollo y la sucesión de las fases sexuales hay que hacerlo analizando histológicamente la gónada, y este estudio proporciona un amplio conjunto de situaciones histológicas de la misma que es conveniente definir y sistematizar, y ésta fue la tarea que nos propusimos en este capítulo.

Para *Ostrea edulis*, hemos definido histológicamente un conjunto de lo que denominamos **clases sexuales**, así como el estadio de **Reposo-Restauración (RR)**. Se ha procurado que el número de clases sexuales sea el mínimo y suficiente que recoja, sintetice y sistematice la variedad de situaciones histológicas que encontramos en la gónada de los individuos de esta especie. Asimismo, hemos intentado definir histológicamente, de modo excluyente, cada una de las clases sexuales y, también, el estadio RR.

Las clases sexuales que denominamos **cambio de fase sexual (CFS)** señalan un estadio de puesta donde el animal descarga los gametos de la fase sexual madura y, a continuación –siempre dependiendo de las condiciones de su entorno–, intensifica el desarrollo de la fase sexual del otro género sexual, que tenía un desarrollo inicial o un semi-desarrollo, pasando entonces esta fase a ser la fase que se desarrolla, en principio, hasta la madurez.

Cuando las clases sexuales, aquí definidas, se acompañan del **sexo funcional** que les corresponde y del grado de desarrollo de las fases sexuales en cada clase, obtenemos un sistema de ordenación de la dinámica de las fases sexuales de los individuos de *Ostrea edulis*. Este sistema de ordenación en clases sexuales se completa con el estadio RR, que separa un ciclo reproductivo de otro. Este sistema de clasificación se ha revelado útil en este estudio, cuando lo hemos utilizado tanto para

analizar el ciclo reproductivo de *Ostrea edulis* en el medio natural, como cuando hemos estudiado la evolución de la gónada en los experimentos de fotoperiodo.

Coe (1943b) sistematizó los tipos de sexualidad de los moluscos bivalvos y, desde entonces, su sistema se ha revelado robusto y útil para describir la sexualidad de las especies de bivalvos que hasta ahora se han estudiado. Opinamos que en el sistema de Coe, y para los bivalvos con sexualidad consecutiva rítmica y asincrónica, queda un espacio que se puede llenar ordenando el desarrollo combinado de las fases sexuales y asignándoles un sexo funcional, hueco que hemos tratado de cubrir con el sistema de clases sexuales que aquí se propone para *Ostrea edulis*.

Ostrea edulis, y otras especies de la familia *Ostreidae* que también tienen sexualidad **consecutiva rítmica y asincrónica**, son las especies de bivalvos que muestran el tipo más complejo de sexualidad; opinamos que el sistema de clases sexuales que proponemos para *Ostrea edulis* también podría ser aplicable para aquellas otras especies de bivalvos que tienen el mismo tipo de sexualidad. Asimismo, este sistema de clases sexuales también se podría adaptar para aplicarlo a bivalvos bisexuales que tienen una sexualidad más sencilla –consecutiva, alternativa–, eliminando aquellas clases sexuales que no ocurren en estos tipos de sexualidad.

La conveniencia de establecer una ordenación de la dinámica de las fases sexuales en los bivalvos bisexuales no-hermafroditas-simultáneos (hermafroditas-funcionales estrictos, según Coe, 1943b) fue señalada por Siddiqui & Ahmed (2002) cuando estudiaron la gametogénesis de la ostra larvípara *Ostrea nomades* y, para ello, estos autores establecieron un conjunto de lo que denominaron categorías sexuales. Estas categorías sexuales están en la línea de las clases sexuales que aquí se plantean y, en relación con la propuesta de estos autores, el sistema de clases sexuales que formulamos tiene más cobertura de la dinámica de las fases sexuales y una nomenclatura mejor fundamentada. La importancia de establecer una sistematización de la dinámica de las fases sexuales se manifiesta también en que otros autores han aplicado el sistema de categorías sexuales de Siddiqui & Ahmed (2002), como es el caso de Da Silva, et al. (2009) al estudiar en *Ostrea edulis* la relación entre la gametogénesis y la infección por el parásito *Bonamia ostreae*.

Los factores del nicho ecológico –entre otros: temperatura, nutrición y fotoperiodo (este estudio)– afectan a la dinámica de las fases sexuales de los moluscos bisexuales (Yonge, 1960; Morriconi & Calvo, 1983; Wilson & Simons, 1985; Pascual et al., 1989; Hofman et al., 1992), y ante estos factores parece que los bivalvos están equipados con una capacidad adaptativa que emana de su genoma, como recientemente se ha observado en *Crassostrea gigas* al secuenciar su genoma (Zhang et al., 2012). Pero, independientemente de los factores que desencadenen y regulen el desarrollo de las fases sexuales, lo que observamos en este estudio es que la fase sexual macho nunca se desarrolla en ausencia de la fase hembra, es decir, no se detectó ningún macho puro en desarrollo. La única situación en la que se puede observar la fase sexual macho en total ausencia de desarrollo de la fase hembra es con la última puesta de la fase sexual macho al final de un ciclo reproductivo y antes de que el animal entre en Reposo. En este momento existe un macho puro maduro y en puesta, con bolas espermáticas y, a veces, con espermátidas tardías. En ocasiones, la puesta es tardía o residual y ya se observan indicios del reposo, con lo que tendríamos un estadio ♂RR, es decir, una fase macho que ha puesto y el animal está entrando en reposo.

Se establece que la gónada de un animal está entrando en reposo cuando, a continuación de la última puesta, no hay ninguna fase sexual en desarrollo. Y, además, se observa que los folículos, que son los primeros en liberar los gametos, se encuentran colapsados y en regresión, es decir, tienen reducción de la luz folicular, mientras que en el canal genital, último en liberar los gametos, quedan restos más o menos grandes de la puesta.

Sin embargo, la **fase sexual hembra** sí se desarrolla independientemente. Es decir, podemos encontrar **hembras puras**, o **intersexuales hembra**, en todos los grados de desarrollo. Se puede decir que la fase sexual hembra tiene una mayor presencia que la macho, sin embargo su velocidad de desarrollo es menor, y presenta una mayor estacionalidad en cuanto a sus puestas, porque la fase

sexual macho realiza descargas de gametos durante todo el año, mientras que la fase hembra hace las puestas en otoño, primavera y principios de verano (ver capítulo 8).

Incluso se vio una particularidad, y es que al inicio del desarrollo gametogénico, ya sea en la gónada primaria o al salir de un Reposo, observamos que siempre hay un porcentaje, de alrededor de un **20%**, de **hembras puras**. Esto es curioso, porque como ya se dijo, *Ostrea edulis* es un animal protándrico, es decir, su primer desarrollo es como macho, sin embargo, siempre hay ese porcentaje de hembras puras. Sin embargo, como ya se explica en el capítulo 8, estas hembras puras no siempre se mantienen como tales.

Se desconoce la razón de este desarrollo de la fase macho asociada a la fase hembra, y esa casi omnipresencia de la hembra. No se han encontrado autores que describan este hecho, ya que la mayoría establecen el sexo citológico o estructural, con lo que, mayoritariamente, no se detecta la fase sexual no-funcional en desarrollo. Autores como Cole (1941, 1942) y Coe (1943b), que, en *Ostrea edulis*, describen machos jóvenes y machos maduros, no tienen en cuenta la fase sexual hembra en desarrollo por ser muy minoritaria.

Por último, las clases sexuales Cambio de Fase Sexual de Macho a Hembra ($\text{CFS} \rightarrow \text{♀}$) y de Hembra a Macho ($\text{CFS} \rightarrow \text{♂}$) son **indicadores de cambio de sexo funcional**.

Denominamos **cambio de sexo funcional** al cambio de fase sexual funcional. Es decir, un animal que realizó una puesta con un sexo funcional, la siguiente puesta la llevará a cabo con el otro sexo funcional.

De esta forma, en el $\text{CFS} \rightarrow \text{♀}$, un animal que está en puesta macho de la fase sexual macho desarrolla una fase hembra que llevará a cabo la siguiente puesta. Y en el $\text{CFS} \rightarrow \text{♂}$, una hembra en puesta de la fase sexual hembra desarrolla una fase macho que llevará a cabo la siguiente puesta. En experimentos realizados en Inglaterra con *O. edulis*, se vio que entre un **10** y un **16%** de los machos que realizaban puesta como tales, la siguiente puesta la realizaban como hembra (Orton, 1933).

Según esta definición de cambio de sexo, también se podría considerar como cambio de sexo funcional a los Intersexuales, ya que se espera que la fase sexual no-funcional devendrá en funcional después de la puesta de la de la fase sexual funcional. Sin embargo, como ya se dijo, el establecimiento de las clases sexuales es en el momento puntual de la observación. En el caso de las clases sexuales Cambios de fase sexual (CFS), el cambio de sexo funcional se está observando en el momento del examen histológico de la gónada del animal; así, la fase sexual funcional hace la puesta y la fase sexual no-funcional pasa a ser funcional. En el caso de las clases **Intersexuales** no se detecta un cambio de sexo funcional en el momento del examen histológico de la gónada del molusco.

Hay un caso especial que puede ser más conflictivo, es el caso de la clase sexual **Intersexual macho** con **dos etapas** de la fase sexual macho en desarrollo. Se trata de la fase sexual macho funcional que tiene dos etapas: una madura o en puesta, y otra en desarrollo, y entre ambas etapas hay una fase sexual hembra en desarrollo pero que es no-funcional. Generalmente, la fase sexual hembra está más desarrollada que la etapa inmadura de la fase sexual macho, con lo que, en principio, al final de la puesta de la fase sexual macho, la fase hembra pasaría a ser funcional; sin embargo, como se indicó, la etapa inmadura de la fase sexual macho se desarrolla más rápidamente que la fase sexual hembra, con lo que es probable que en el momento en que finalice completamente la puesta de la fase sexual macho, la etapa inmadura de la fase sexual macho esté más desarrollada que la fase sexual hembra y sea ella la que pase a ser la fase sexual funcional. Es decir, en este caso, claramente, no ocurriría un cambio de sexo, con lo que no se puede considerar un $\text{CFS} \rightarrow \text{♀}$.

Otro indicador de cambio de sexo funcional son algunos de los tipos del estadio **Reposo-Restauración**, en los que el animal entra en el reposo con la puesta de una fase sexual de un sexo y

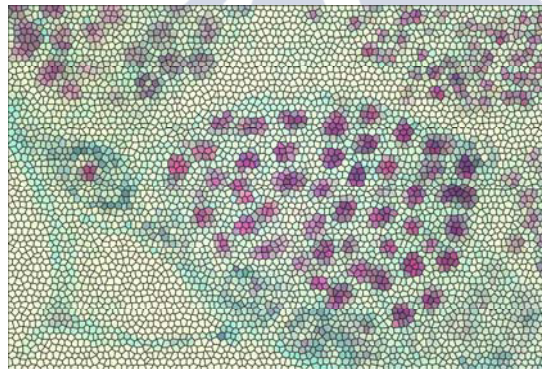
sale de él con el desarrollo de una fase sexual del otro sexo; es el caso de los tipos de **RR**: ♂**RR**♀, ♀**RR**♂, e incluso, ♂**RR**♂♀, pero en este último tipo no se puede asegurar que ocurra un cambio de sexo, porque como la fase sexual macho se desarrolla más rápido que la hembra, aún cuando ambas fases sexuales surjan al mismo tiempo en la Restauración, la fase sexual funcional acabará siendo la macho. Precisamente, este último tipo de **RR** podría explicar por qué Orton (1933) observó que sólo el **10-16%** de los animales que hicieron una puesta como machos, la siguiente la realizaron como hembra, según indicamos más arriba.

En los tipos del estadio Reposo-Restauración arriba indicados siempre se observa, histológicamente, el cambio de sexo funcional. Sin embargo, hay casos en que estos cambios de sexo funcional podrían haber tenido lugar pero no se detectan; esto ocurre cuando no hay restos de la fase sexual que hizo la última puesta del ciclo reproductivo ya finalizado, y no se puede determinar con qué sexo funcional entró el animal en el estadio de Reposo-Restauración.



CAPÍTULO 7:

CAMBIO DE SEXO Y ESTADIO DE REPOSO-RESTAURACIÓN





7.1 Planteamiento del cambio de sexo en *Ostrea edulis*

El concepto de **cambio de sexo** en moluscos bivalvos bisexuales que utilizamos en esta tesis ha quedado definido en el glosario de conceptos. El cambio de sexo impone tres condiciones: **a)** el individuo tiene que desarrollar sólo una fase sexual funcional de un sexo durante un periodo reproductivo; **b)** en el siguiente ciclo reproductivo tiene que desarrollar la fase sexual funcional del otro sexo; **c)** en un mismo periodo reproductivo no tiene que desarrollar dos fases sexuales funcionales.

Por tanto, el cambio de sexo es un **cambio de sexo funcional** y sólo ocurre de un periodo reproductivo al siguiente, o sea, entre periodos reproductivos contiguos; nunca sucede dentro de un mismo periodo reproductivo.

Hay especies de bivalvos que en cada ciclo reproductivo sólo desarrollan una fase sexual funcional; es el caso de las ostras ovíparas (*Ostrea virginica*, *Crassostrea gigas*, *Ostrea angulata*) (Coe, 1943b) y del pectínido *Chlamys varia* (Iglesias, 2012). Cuando estos moluscos desarrollan una fase sexual funcional de un sexo durante un periodo reproductivo, y en el ciclo reproductivo siguiente producen la fase sexual funcional del otro sexo, entonces decimos que ocurrió un cambio de sexo, o sea, el animal cambió de sexo. En estos bivalvos el cambio de fase sexual funcional conlleva el cambio de sexo y, asimismo, el cambio de sexo implica el cambio de fase sexual funcional. Cuando hay cambio de sexo, éste ocurre a continuación de la puesta de la fase sexual funcional. Los bivalvos que tienen este tipo de sexualidad son moluscos cambiadores de sexo ("sex-changer").

Otras especies de bivalvos desarrollan y descargan **dos o más fases sexuales funcionales** de diferente sexo en un mismo periodo reproductivo, es el caso de las ostras larvíparas (*Ostrea edulis*, *Ostrea lurida*, *Ostrea chilensis*, *Ostrea puelchana*, *Ostrea nomades*). Estos bivalvos cambian de fase sexual funcional dentro de un mismo período reproductivo, pero no cambian de sexo, no son "sex-changer". Tales moluscos no cambian de sexo, ni dentro de un mismo ciclo reproductivo ni, tampoco, de un ciclo al siguiente. Lo que cambian es de fase sexual funcional, o sea, de sexo funcional, pero este cambio no es considerado como un cambio de sexo; así fue discutido y propuesto por Coe (1943b) y, desde entonces, ha sido aceptado por la mayoría de los autores en el área. Aún cuando estos moluscos no cambian de sexo, se continúa utilizando en la literatura –quizás en orden a la brevedad en la comunicación la expresión "cambio de sexo" para referir el cambio de fase sexual funcional –o cambio de sexo funcional en estas especies. Con esta aclaración sobreentendida, aquí utilizaremos, indistintamente y con el mismo significado, las expresiones "cambio de fase sexual funcional", "cambio de sexo funcional" y "cambio de sexo".

Acorde a lo expuesto, en *Ostrea edulis* el "**cambio de sexo**" consiste en un cambio de funcionalidad sexual de macho a hembra o viceversa, ya sea dentro de un mismo ciclo reproductivo, o de un ciclo reproductivo al siguiente. La funcionalidad, o sexo funcional, es determinada por la fase sexual más desarrollada, con lo cual, un cambio de sexo, o de funcionalidad sexual, surge cuando una fase sexual funcional hace la puesta y, a continuación, se desarrolla la otra fase sexual, que pasa a ser funcional.

7.2 Cambio de sexo y estadio de Reposo-Restauración en el medio natural

El cambio de sexo y el estadio de Reposo-Restauración (RR) en el medio natural se analizan a partir del estudio del ciclo reproductivo de tres poblaciones de *Ostrea edulis*, que denominamos población-07, población-08 y población-09, cada una de ellas procedente, respectivamente, de la fijación de semilla en junio-2007, junio-2008 y junio-2009. A continuación se describe, para cada una de estas poblaciones, el número de individuos analizados y sus características de edad, tamaño y peso fresco de la vianda. Cada población fue muestreada cada 15 días con muestras de 20-30 animales. La Fig. 7.1 muestra un gráfico de edad de las poblaciones analizadas, así como el intervalo de tiempo durante el que se estudiaron.

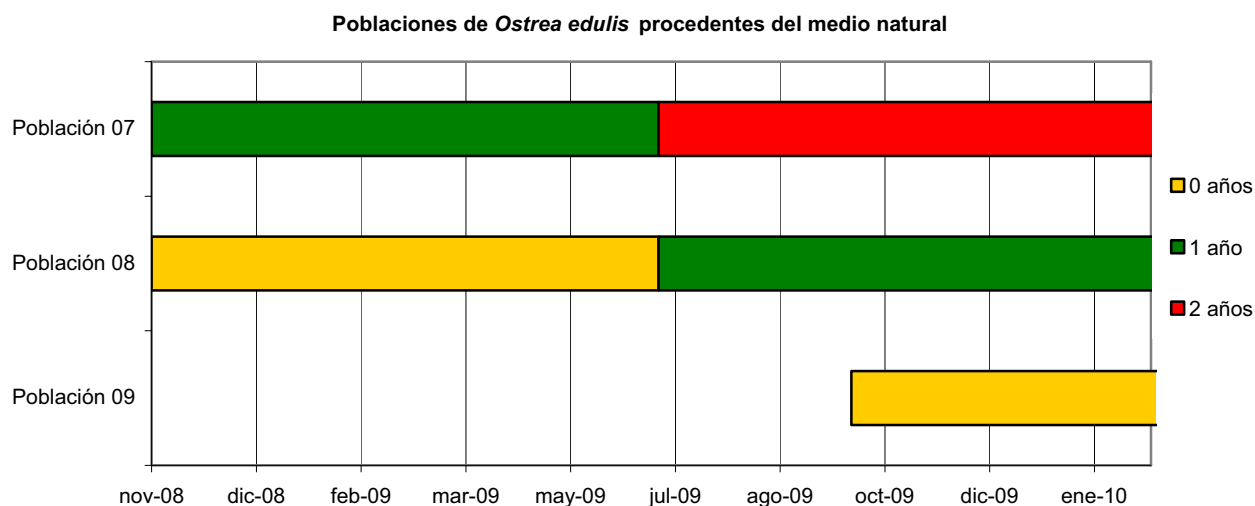


Fig. 7.1. Gráfico de edad de los colectivos de individuos de las poblaciones de *Ostrea edulis*, procedentes del medio natural, analizados e intervalo de tiempo durante el que se estudiaron.

Población-07

- Constituida por una fijación de semilla en junio-2007.
- Número de individuos estudiados: **825**
- Tiempo de muestreo: desde el 12-nov-2008 hasta el 12-ene-2010.
- Esta población se divide en dos grupos de edad:
 - a) Desde el 12-nov-2008 hasta el 28-jun-2009, intervalo de tiempo en el que los animales tienen **1 año** de edad, y en jun-2009 cumplirán dos años. Esta población, hasta el 28-jun-2009 se la denomina población-07 con un **1 año** de edad. De este grupo de edad se estudiaron **423** animales.
 - b) Desde el 14-jul-2009 hasta el 12-ene-2010, período en el que tienen 2 años de edad. Esta población se denomina población-07 con **2 años** de edad. De este grupo de edad se estudiaron **402** individuos.
- Talla (longitud, mm), peso fresco de la vianda (g) y peso total de los individuos (g) de la población-07:
 - Del primero al último muestreo de la población, la talla estuvo comprendida en el intervalo 60,5–87,2 mm; el peso fresco de la vianda, en el intervalo 4,4–7,6 g; y el peso total, en el intervalo 49,8–78,2 g.

Población-08

- Constituida por una fijación de semilla en junio-2008.
- Número de individuos estudiados: **465**
- Tiempo de muestreo: desde el 12-nov-2008 hasta el 12-ene-2010.
- Esta población se divide en dos grupos de edad:
 - a) Desde el 12-nov-2008 hasta el 28-jun-2009, intervalo de tiempo en el que los animales tienen **0 años** de edad. Esta población, hasta el 28-jun-2009 se la denomina población-08 con 0 años de edad. De este grupo de edad se estudiaron **258** animales.

- b) Desde el 14-jul-2009 hasta el 12-ene-2010, período en el que tienen 1 año de edad. Esta población se denomina población-08 con **1 año** de edad. De este grupo de edad se estudiaron **207** individuos.
- Talla (longitud, mm), peso fresco de la vianda (g) y peso total de los individuos (g) de la población-08:
 - Del primero al último muestreo de la población, la talla estuvo comprendida en el intervalo 30,5–83,4 mm; el peso fresco de la vianda, en el intervalo 0,9–5,3 g; y el peso total, en el intervalo 3,5–47,0 g.

Población-09

- Constituida por una fijación de semilla en junio-2009.
- Número de individuos estudiados: **243**
- Tiempo de muestreo: desde el 14-oct-2009 hasta el 17-mar-2010.
- Talla (longitud, mm), peso fresco de la vianda (g) y peso total de los individuos (g) de la población-09:
 - Del primero al último muestreo de la población, la talla estuvo comprendida en el intervalo 12–64,4 mm; el peso fresco de la vianda, en el intervalo 0,03–2,41 g; y el peso total, en el intervalo 1,7–16,2 g.

7.2.1 Cambio de sexo y estadio de Reposo-Restauración en animales de 0-años

Se han examinado dos colectivos de ostras de 0 años, uno pertenece a la **población-08** y el otro a la **población-09** (Fig. 7.1); el de la población-08 se estudió durante un ciclo reproductivo completo, y el de la población-09 se analizó desde octubre a enero; por ello, centramos la exposición en el colectivo de la población-08 y después describimos lo ocurrido en el de la población-09.

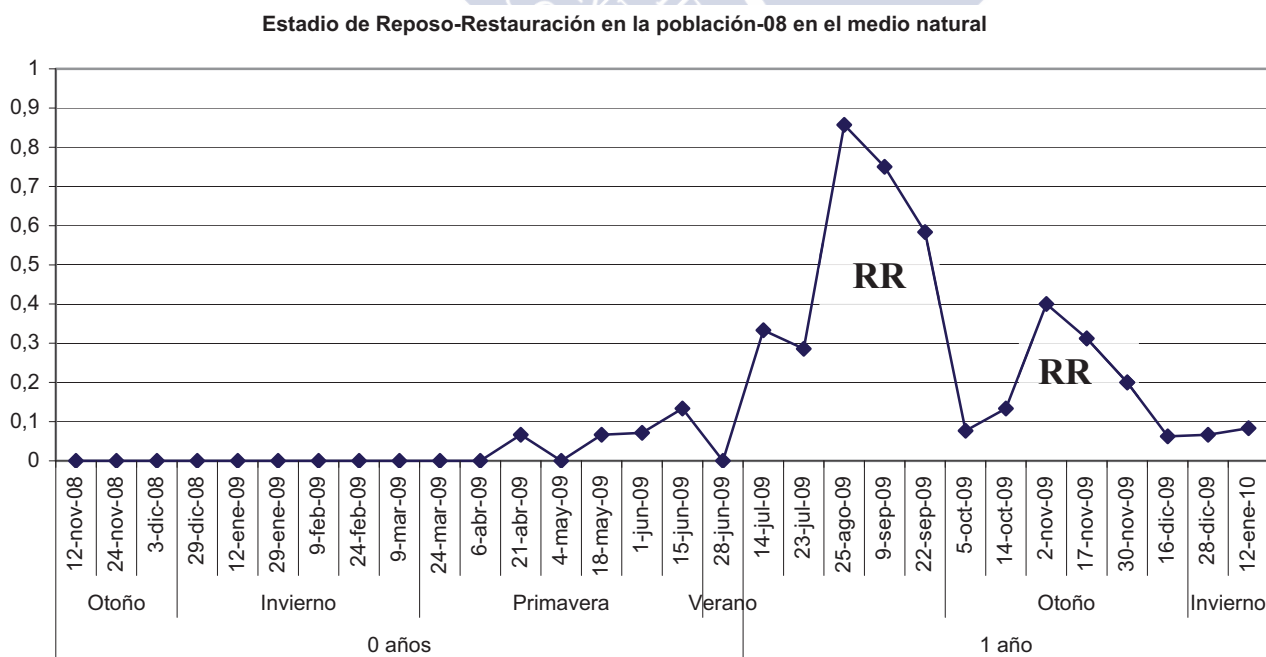


Fig. 7.2. Acaecimiento temporal del estadio de Reposo-Restauración (estadio **RR**) en la **población-08** en el medio natural. El eje de ordenadas indica la frecuencia (relativa a 1) de individuos. Nótese que esta población comienza teniendo 0 años y pasa a tener 1 año. **RR**: estadio de Reposo-Restauración.

En el periodo en el que se estudian las ostras del colectivo de la **población-08** los animales inician, desarrollan y completan su primer ciclo reproductivo, en el que hacen su primera gónada (gónada primaria) (Fig. 7.2 y Fig. 7.3). Durante todo este primer ciclo reproductivo, los individuos son **protándricos** y realizan descargas continuas de la fase sexual masculina entre febrero-09 y julio-09 (Fig. 8.1.a), estando algunas de estas descargas acompañadas por $CFS_{\text{♂} \rightarrow \text{♀}}$ (Fig. 7.3). Al finalizar la última descarga, los moluscos entran en el estadio **RR**, y ocurren dos picos de este estadio, uno – el mayor – que se extiende en el intervalo julio-setiembre y, otro – la mitad menor –, desde octubre-noviembre. Cuando estos animales realizan la última descarga de gametos tienen un año recién cumplido y, a continuación, hacen el estadio **RR**. Se observa aquí, claramente, cómo el estadio **RR** es una señal de finalización de un ciclo reproductivo e inicio del siguiente (Fig. 7.2).

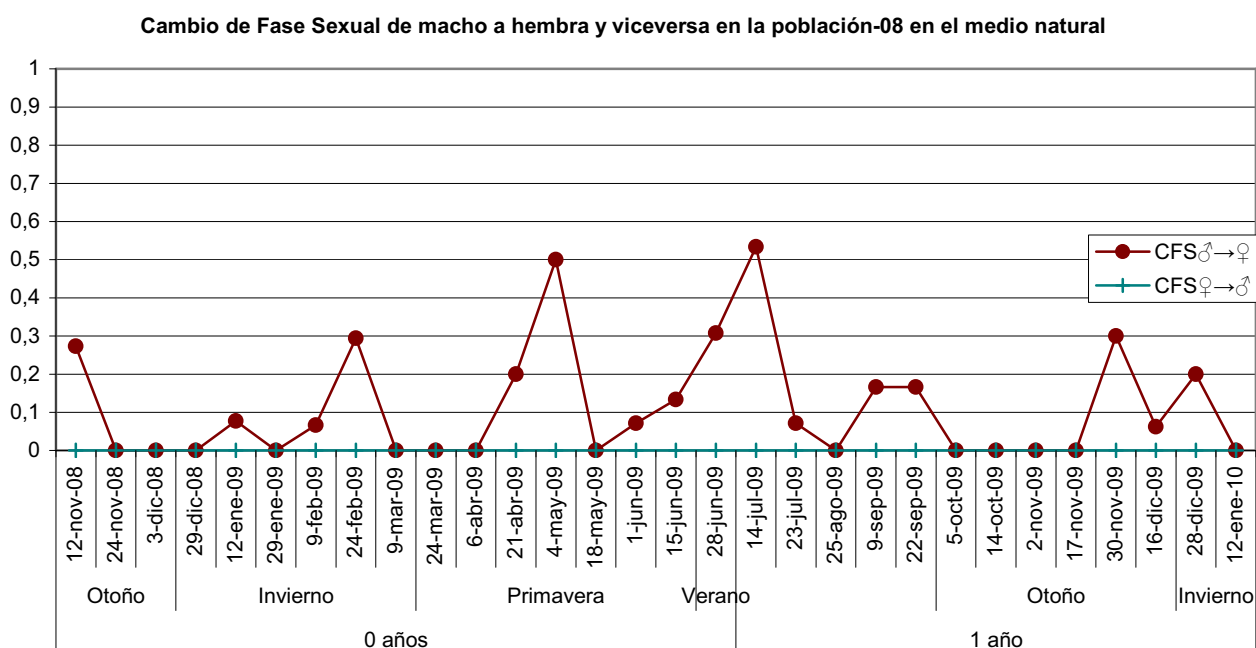


Fig. 7.3. Ocurrencia de los Cambios de Fase Sexual observacionales en la **población-08** en el medio natural. El eje de ordenadas indica la frecuencia (relativa a 1) de individuos. Nótese que esta población comienza teniendo 0 años y pasa a tener 1 año. $CFS_{\text{♂} \rightarrow \text{♀}}$: cambio de fase sexual **macho**→**hembra**. $CFS_{\text{♀} \rightarrow \text{♂}}$: cambio de fase sexual **hembra**→**macho**.

Los cambios de sexo –cambios de fase sexual– de este colectivo durante su primer ciclo reproductivo se muestran en la Fig. 7.3, y el perfil de tales cambios es el siguiente:

- 1) Hay cuatro cambios de sexo observacionales **macho-hembra** ($CFS_{\text{♂} \rightarrow \text{♀}}$), que coinciden con las descargas de gametos de la fase sexual masculina ($FS_{\text{♂}}$). Estos cambios de sexo son ficticios, no son funcionalmente efectivos.
- 2) No hay cambios de sexo **hembra-macho** ($CFS_{\text{♀} \rightarrow \text{♂}}$), ni observacionales ni funcionales.
- 3) Los cambios de sexo **macho-hembra** no se consolidan, significando con ello que: **a)** la fase sexual femenina ($FS_{\text{♀}}$) no se estabiliza. Se trata de una observación histológica momentánea de la fase sexual femenina sola (♀ pura efímera) debido a que la $FS_{\text{♂}}$ hizo la descarga de los gametos; **b)** lo que ocurre a continuación es que se vuelve a desarrollar la $FS_{\text{♂}}$ y, nuevamente, hace otra descarga de gametos; **c)** por tanto, los cuatro $CFS_{\text{♂} \rightarrow \text{♀}}$ que se observan histológicamente no se fijan; en cada uno de ellos, la $FS_{\text{♀}}$ no se desarrolla y vuelve a desarrollarse la $FS_{\text{♂}}$.
- 4) Es probable que los cuatro $CFS_{\text{♂} \rightarrow \text{♀}}$ que se observan correspondan, en parte, a diferentes cohortes de individuos dentro del mismo colectivo porque, de otro modo, ello implicaría que el

colectivo de individuos está sincronizado en la gametogénesis y, por tanto, en el desarrollo de la FS♂, y hemos observado que esto no ocurre.

- 5) ¿Por qué, en los CFS♂→♀ observacionales no se afirma la FS♀ y, en cambio, vuelve a desarrollarse la FS♂? La explicación puede estar en lo siguiente: **a)** a la edad que tienen los moluscos –menos de 1 año– la FS♀ todavía es incapaz de desarrollarse, por una cuestión endógena, en el sentido de que los individuos aún no están bioquímicamente habilitados para producir vitelogenina (ver Cap. 6, discusión) y, en consecuencia, la FS♂, que no precisa de esta proteína, es más rápida desarrollándose que la FS♀; **b)** la FS♂ se desarrolla en condiciones de fotoperiodo corto (<8h luz) y, aún más, con fotoperiodos largos (>8h luz) (ver Cap. 9). La Fig. 7.4 muestra el fotoperiodo en el medio natural donde se cultiva esta población; estudiando conjuntamente esta figura y la Fig. 7.3, se observa que los picos más pronunciados de CFS♂→♀ ocurren en fotoperiodos de primavera y de verano.

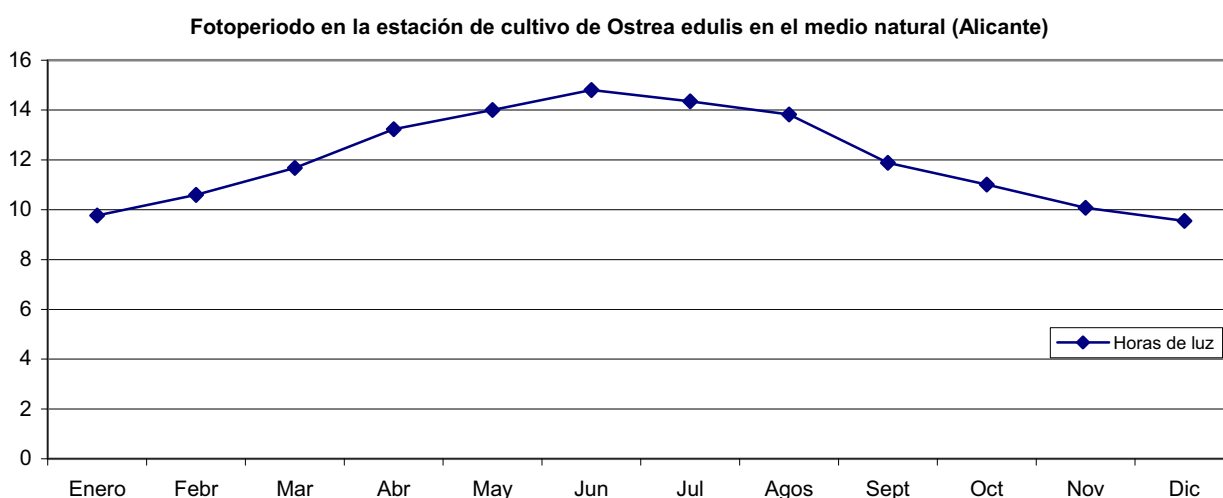


Fig. 7.4. Fotoperiodo en la estación de cultivo en el medio natural donde se estudiaron las poblaciones de *Ostrea edulis* (población-07, población-08 y población-09). El eje de ordenadas indica las horas de luz.

- 6) Por tanto, de lo expuesto se deduce que las ostras de **0 años** de la **población-08**, durante todo su primer ciclo reproductivo, o sea, cuando hacen su primera gónada, se comportan como **machos funcionales** –su sexo funcional es masculino–, y los cambios de fase sexual macho-hembra que se observan son observacionales y no se consolidan.

El otro colectivo de ostras de **0 años**, el de la **población-09**, se examinó durante el periodo octubre-2009 a marzo-2010 (Fig. 7.5), y este periodo de invierno se solapa con el mismo periodo estudiado en el colectivo de ostras de la población-08 (Fig. 7.3).

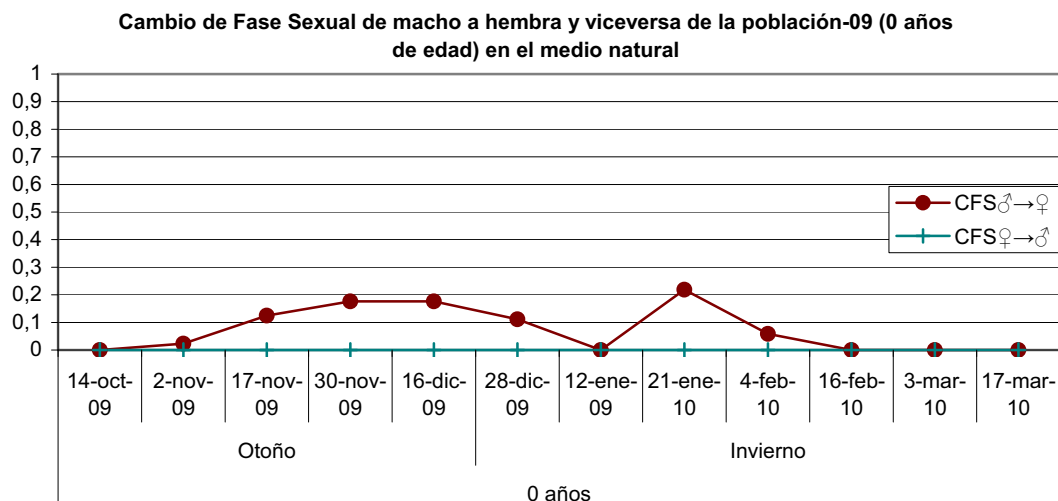


Fig. 7.5. Ocurrencia de los Cambios de Fase Sexual observacionales en la **población-09** en el medio natural. El eje de ordenadas indica la frecuencia (relativa a 1) de individuos. Nótese que esta población sólo tiene individuos de 0 años. **CFS♂→♀**: cambio de fase sexual **macho→hembra**. **CFS♀→♂**: cambio de fase sexual **hembra→macho**.

También los animales de la **población-09** están en su primer periodo reproductivo, y el perfil de sus cambios de fase sexual es el siguiente:

- 1) No se observa el estadio **RR** porque durante el tiempo en que se estudió la población ésta no finalizó su periodo reproductivo.
- 2) Nuevamente, los moluscos inician su primer periodo reproductivo siendo **protándricos**.
- 3) El comportamiento de las fases sexuales –masculina y femenina– es muy similar al de la población-08.
- 4) Los moluscos que hacen descargas de la FS♂ son poco frecuentes en el colectivo. Acompañando a las descargas ocurren CFS♂→♀ observacionales, que no arraigan porque, una vez más, la FS♀ no se estabiliza.
- 5) No hay CFS♀→♂.

7.2.2 Cambio de sexo y estadio de Reposo-Restauración en animales de 1-año

Se han estudiado dos colectivos de ostras de **1 año**, uno pertenece a la **población-07** y el otro a la **población-08** (Fig. 7.1); el de la población-07 se estudió durante un ciclo reproductivo completo, y el de la población-08 se analizó desde julio-2009 a enero-2010. Centramos la exposición en el colectivo de la población-07 y después describimos lo ocurrido en el de la población-08.

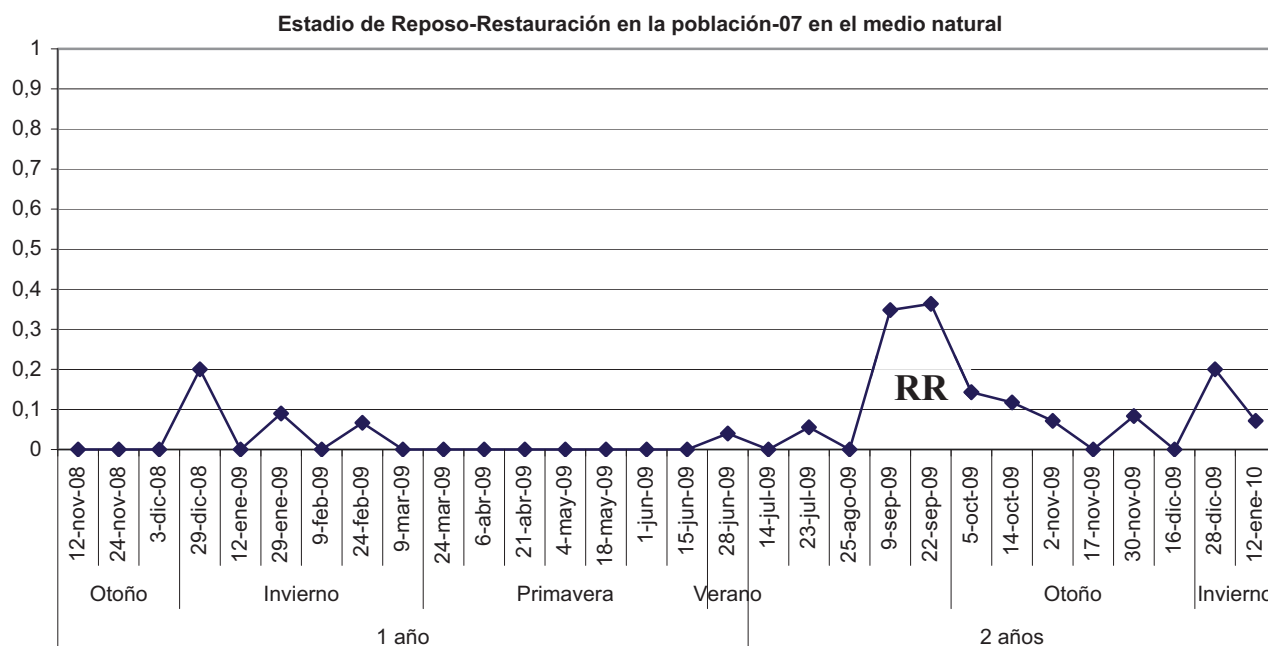


Fig. 7.6. Ocurrencia temporal del estadio de Reposo-Restauración (estadio **RR**) en la **población-07** en el medio natural. El eje de ordenadas indica la frecuencia (relativa a 1) de individuos. Nótese que esta población empieza teniendo 1 año y pasa a tener 2 años. **RR**: estadio de Reposo-Restauración.

En el periodo en el que se estudian las ostras del colectivo de la **población-07** los animales inician, desarrollan y completan su segundo ciclo reproductivo, en el que hacen su segunda gónada (Fig. 7.6 y Fig. 7.7). Nuevamente, se observa aquí, claramente, cómo el estadio **RR** es una señal de finalización de un ciclo reproductivo e inicio del siguiente, en este caso la finalización del segundo ciclo (Fig. 7.6) que ocurre cuando los animales han cumplido **2 años**. Igual que en el caso de los animales de 0 años (población-08), el estadio **RR** se sitúa entre el final del verano y principios de otoño. En esta ocasión el **RR** es menos pronunciado que en los animales de 0 años: los animales de 0-años hacen un **RR** más concentrado y los de 1-año lo hacen más disperso.

Los cambios de sexo –cambios de fase sexual– en la población-07 durante su segundo ciclo reproductivo se muestran en la Fig. 7.7.

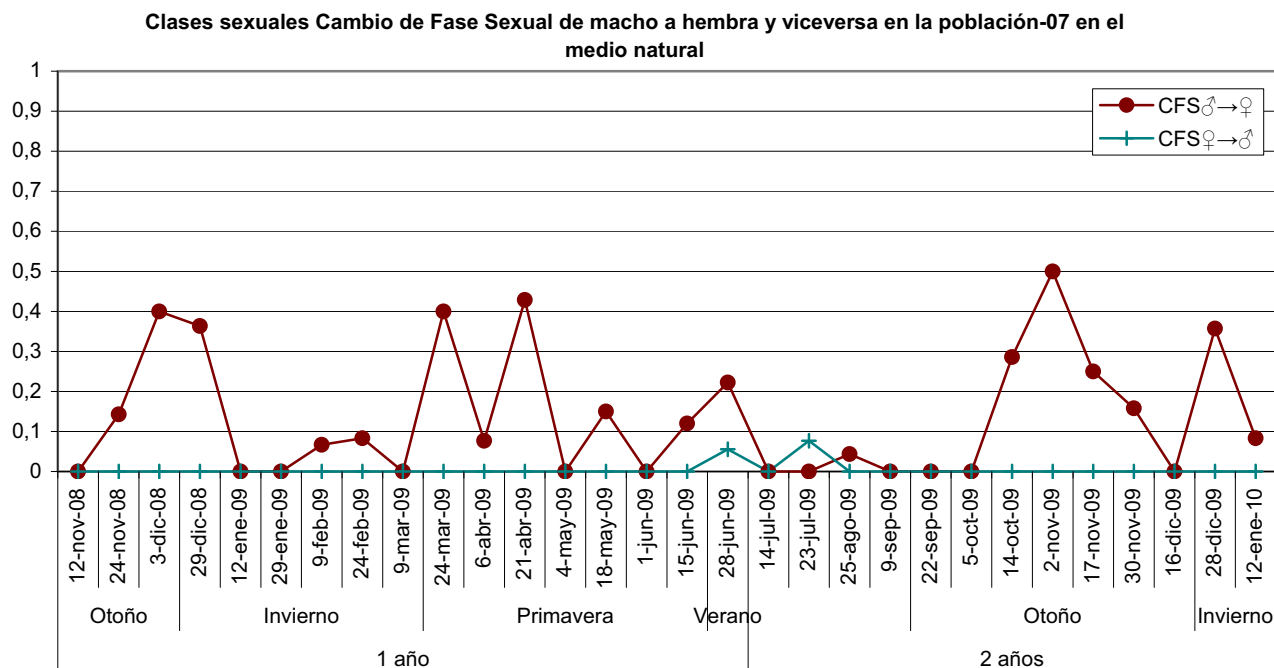


Fig. 7.7. Ocurrencia de los Cambios de Fase Sexual en la **población-07** en el medio natural. El eje de ordenadas indica la frecuencia (relativa a 1) de individuos. Nótese que esta población comienza teniendo 1 año y pasa a tener 2 años. **CFS♂→♀**: cambio de fase sexual **macho→hembra**; **CFS♀→♂**: cambio de fase sexual **hembra→macho**.

Y el perfil de tales cambios es el siguiente:

- 1) Muestran el mismo patrón que el de la población de **0 años** (Fig. 7.3).
- 2) En otoño e **invierno** los **CFS♂→♀** son **observacionales**, o sea, no son efectivos, porque la **FS♀** no se consolida.
- 3) En **primavera** y **verano** los **CFS♂→♀** son **efectivos** porque la **FS♀** se afirma.
- 4) En verano aparecen **CFS♀→♂** que son efectivos porque la **FS♂** también se afianza. Estos cambios son poco frecuentes.

En la **población-08**, ahora con **1 año**, hay un pico de **RR** que pertenece a su primer ciclo reproductivo (Fig. 7.2), y durante el tiempo de su estudio no ha finalizado su segundo ciclo, por ello no tiene estadio **RR**. El perfil del cambio de fase sexual en esta población fue el siguiente (Fig. 7.3):

- 1) El patrón de **CFS♂→♀** es el mismo que el de la población-07.
- 2) Este cambio **CFS♂→♀** es **observacional**, no es efectivo porque la **FS♀** no se consolida.
- 3) No hay **CFS♀→♂**.

7.2.3 Cambio de sexo y estadio de Reposo-Restauración en animales de 2-años

En la **población-07**, ahora con 2 años, hay un pico de **RR** que pertenece a su segundo ciclo reproductivo (Fig. 7.6), y durante el tiempo de su estudio no ha finalizado su tercer ciclo, por ello no tiene estadio **RR**. El perfil del cambio de fase sexual en esta población fue el siguiente (Fig. 7.7):

- 1) El patrón de **CFS♂→♀** es el mismo que el de la población-07 cuando tenía 1 año de edad.

- 2) Los cambios **CFS**♂→♀ son, en su mayoría, **observacionales**, no son efectivos porque la FS♀ no se consolida; sin embargo, hay algunos cambios que son efectivos.
- 3) No hay CFS♀-♂.

7.3 Cambio de sexo y estadio de Reposo-Restauración en los experimentos de acondicionamiento

Se diseñaron tres experimentos de acondicionamiento que denominamos: acondicionamiento-1 (ACON-1), acondicionamiento-2 (ACON-2) y acondicionamiento-3 (ACON-3); en ellos, la nutrición de los animales, consistente en una composición de microalgas, fue “ad libitum” y se variaron los parámetros de fotoperiodo y temperatura; se acondicionaron ostras de 0 años y 1 año de edad procedentes del medio natural (estación de cultivo de Alicante). Las características de cada uno de los acondicionamientos, así como los parámetros que se estudian y los controles que se utilizan, se describen a continuación:

Acondicionamiento-1 (ACON-1)

- Alimentación: “ad libitum” con una composición de microalgas.
- Temperatura: se utilizaron dos temperaturas,
 - Temperatura ambiente, aprox. 14 °C, que denominamos **Frío**.
 - Temperatura de 18 °C, que denominamos **Calor**.
- Fotoperiodo: se aplicaron dos fotoperiodos,
 - Un fotoperiodo de 8h luz : 16h oscuridad, que denominamos **Corto**.
 - Un fotoperiodo de 16h luz : 8h oscuridad, que denominamos **Largo**.
- Se hicieron cuatro combinaciones de fotoperiodo y temperatura y, acorde, se dispusieron dos conjuntos de cuatro tanques de acondicionamiento; las combinaciones en cada conjunto fueron: Frío-Corto, Frío-Largo, Calor-Corto y Calor-Largo.
- Control: como control se utilizó una muestra de 15 individuos para conocer el estado de desarrollo de la gónada en el momento en que los moluscos se ponían en acondicionamiento.
- Moluscos: se dispusieron dos conjuntos de cuatro tanques cada uno, uno para los animales de 0-años y otro para los de 1-año.
- Duración del acondicionamiento: 60 días (10-dic-2008 al 24-feb-2009).
- Muestreo de los tanques: de cada tanque se extrajeron muestras de 10 individuos a los 30, 45 y 60 días. En el último muestreo se estudiaron todos los moluscos que quedaban en el tanque, que siempre fue en un número mayor que 10.
- Animales de 0-años: se utilizaron ostras de la población-08 que se extrajeron del medio natural uno o dos días antes del 10-dic-2008. De esta extracción, 15 animales se utilizaron para el control, y 269 ostras se utilizaron para los acondicionamientos, distribuyéndolas en número equitativo en cada uno de los cuatro tanques.
- Animales de 1-año: se utilizaron ostras de la población-07 que se extrajeron del medio natural uno o dos días antes del 10-dic-2008. De esta extracción, 15 animales se utilizaron para el control, y 178 ostras se utilizaron para los acondicionamientos, distribuyéndolas en número equitativo en cada uno de los cuatro tanques.

Acondicionamiento-2 (ACON-2)

- Alimentación: “ad libitum” con una composición de microalgas.
- Temperatura: temperatura ambiente, aprox. 14-15 °C.
- Fotoperiodo: se aplicaron cuatro fotoperiodos de 0, 8, 16 y 24 horas de luz.
- Se dispusieron dos conjuntos de cuatro tanques cada uno, uno para los animales de 0 años y otro para los de 1 año. En cada conjunto de tanques se cubrieron los cuatro fotoperiodos, aplicando un fotoperiodo a cada tanque.
- Control: como control se utilizó una muestra de individuos para conocer el estado de desarrollo de la gónada en el momento en que los moluscos se ponían en acondicionamiento.
- Duración del acondicionamiento: 90 días (14-oct-2009 al 13-ene-2010).
- Muestreo de los tanques: de cada tanque se extrajeron muestras de 10 individuos a los 15, 30, 45, 60, 75 y 90 días. En el último muestreo se estudiaron todos los moluscos que quedaban en el tanque, que siempre fue en un número mayor que 10.
- Animales de 0-años: se utilizaron ostras de la población-09 que se extrajeron del medio natural uno o dos días antes del 14-oct-2009. De esta extracción, 17 animales se utilizaron para el control, y 276 ostras se utilizaron para los acondicionamientos, distribuyéndolas en número equitativo en cada uno de los cuatro tanques.
- Animales de 1-año: se utilizaron ostras de la población-08 que se extrajeron del medio natural uno o dos días antes del 14-oct-2009. De esta extracción, 14 animales se utilizaron para el control, y 178 ostras se utilizaron para los acondicionamientos, distribuyéndolas en número equitativo en cada uno de los cuatro tanques.

Acondicionamiento-3 (ACON-3)

- Alimentación: “ad libitum” con una composición de microalgas.
- Temperatura: temperatura ambiente, aprox. 14-15 °C.
- Fotoperiodo: se aplicaron dos fotoperiodos, uno de 0 h luz y otro de 16h luz.
- Se dispusieron dos tanques de acondicionamiento, uno para cada fotoperiodo.
- Control: como control se utilizó una muestra de individuos para conocer el estado de desarrollo de la gónada en el momento en que los moluscos se ponían en acondicionamiento.
- Duración del acondicionamiento: 60 días (12-ene-2009 al 17-mar-2010).
- Muestreo de los tanques: de cada tanque se extrajeron muestras de 10 individuos a los 15, 30, 45, y 60 días. En el último muestreo se estudiaron todos los moluscos que quedaban en el tanque, que siempre fue en un número mayor que 10.
- Moluscos: se acondicionaron animales de 0-años de la población-09 que se extrajeron del medio natural uno o dos días antes del 12-ene-2010. De esta extracción, 31 individuos se utilizaron para el control, y 123 ostras se utilizaron para los acondicionamientos, distribuyéndolas en número equitativo en cada uno de los dos tanques.

Controles en los acondicionamientos y parámetros que se estudian

En los acondicionamientos se estudian los parámetros: estadio de Reposo-Restauración (**RR**) y cambio de fase sexual (**CFS** ♂ → ♀ y **CFS** ♀ → ♂).

Se utilizan dos controles: a) uno, interno al acondicionamiento, que muestra el valor del parámetro cuando los animales entran en acondicionamiento; y b) otro, externo al acondicionamiento, que

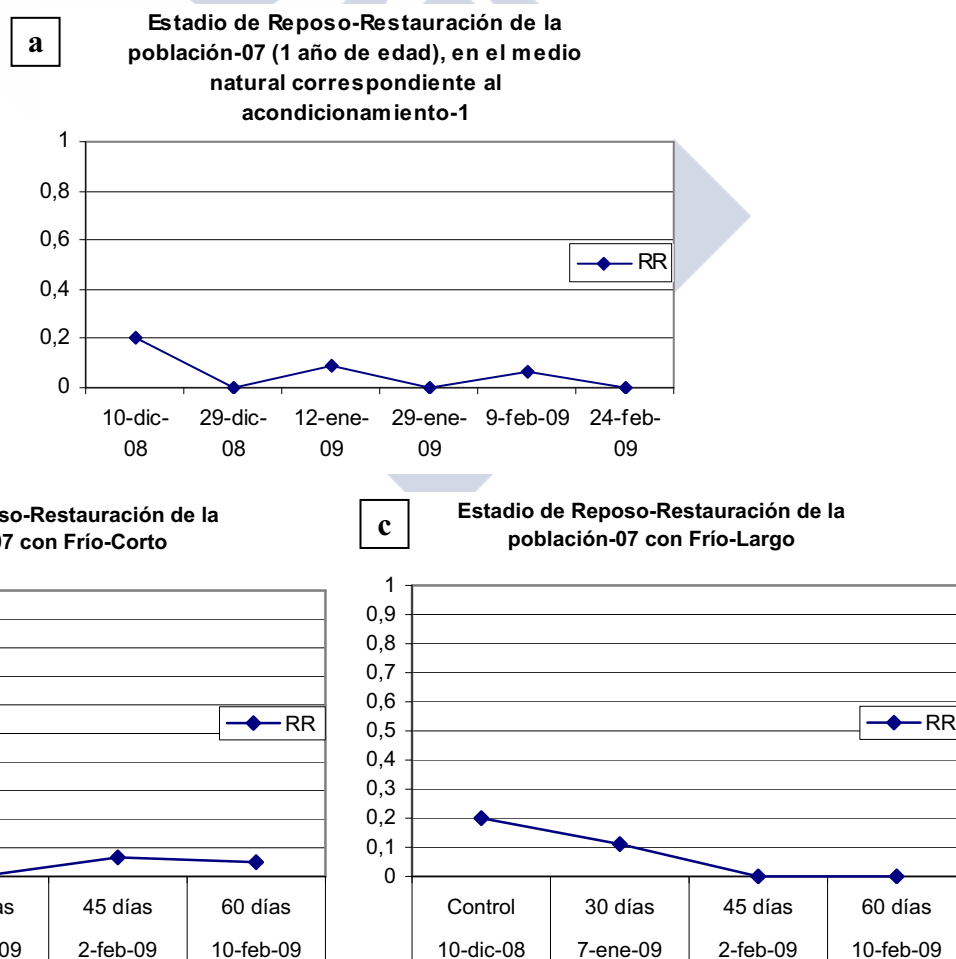
presenta la evolución del parámetro en el medio natural durante un periodo de tiempo, que incluye al intervalo de tiempo durante el que discurrió el acondicionamiento; a este control lo denominamos control del medio natural.

7.3.1 Estadio de Reposo-Restauración en las ostras de 0-años sometidas a acondicionamiento

Las ostras de 0-años acondicionadas en los tres acondicionamientos (ACON-1, ACON-2 y ACON-3) no entraron en el estadio de Reposo-Restauración (RR), como tampoco lo hicieron las ostras de ninguno de los dos controles, y esto fue así por dos razones: a) en las ostras control, porque se extrajeron del medio natural en invierno; b) en las ostras acondicionadas, porque los acondicionamientos no completaron un ciclo reproductivo como para que los animales entraran en **RR**. No se muestran gráficas.

7.3.2 Estadio de Reposo-Restauración en las ostras de 1-año sometidas a acondicionamiento

Las ostras de 1-año sometidas a acondicionamiento pertenecen a dos colectivos, uno de la población-07, sometido al ACON-1, y otro de la población-08, sometido al ACON-2. El colectivo de la población-07 fue extraído del medio natural en diciembre-08, y el de la población-08 lo fue en octubre-09.



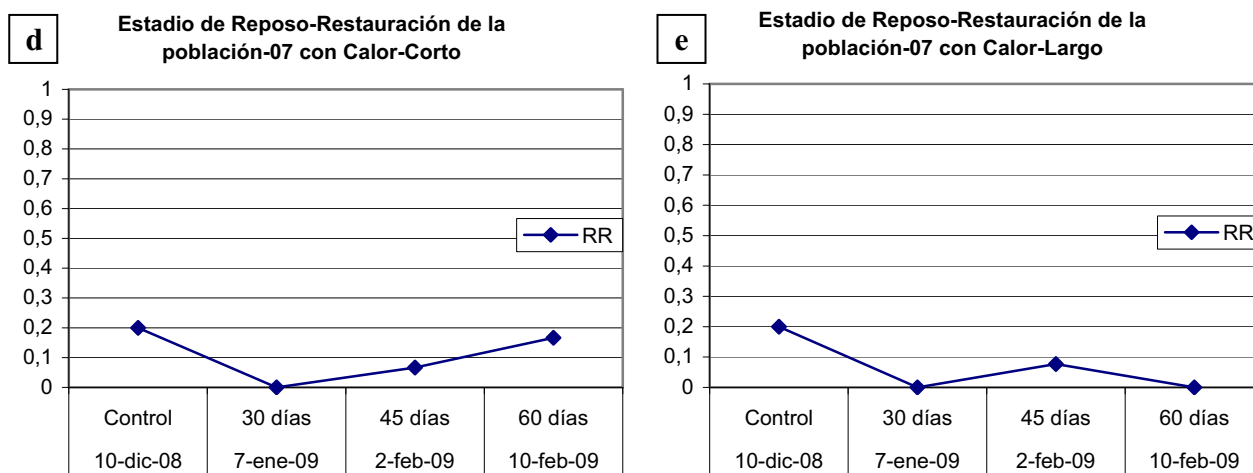
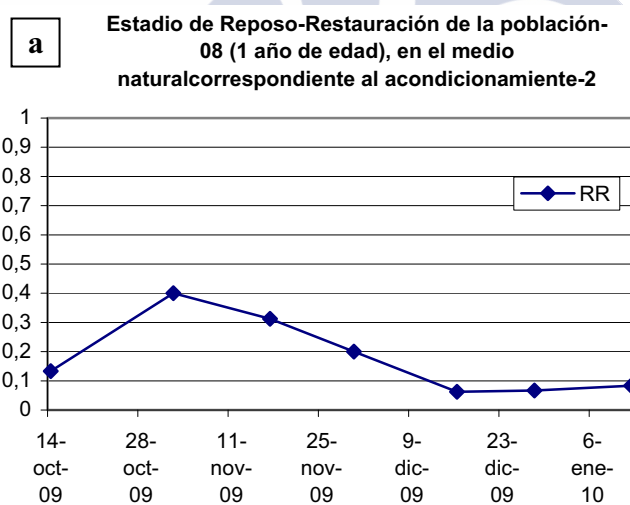


Fig. 7.8. Evolución del estadio de Reposo-Restauración en las ostras de **1-año**, procedentes de la población-07 del medio natural y sometidas a las condiciones del Acondicionamiento-1. El eje de ordenadas indica la frecuencia (relativa a 1) de individuos. Fig. 7.8a: control del medio natural; Fig. 7.8b-e: diferentes condiciones de acondicionamiento. RR: estadio de Reposo-Restauración.

La evolución del estadio-**RR** en la población-07 sometida al ACON-1 se muestra en la Fig. 7.8. La Fig. 7.8a muestra la evolución del RR en el medio natural, y las Fig. 7.8b-e presentan su evolución en los acondicionamientos.



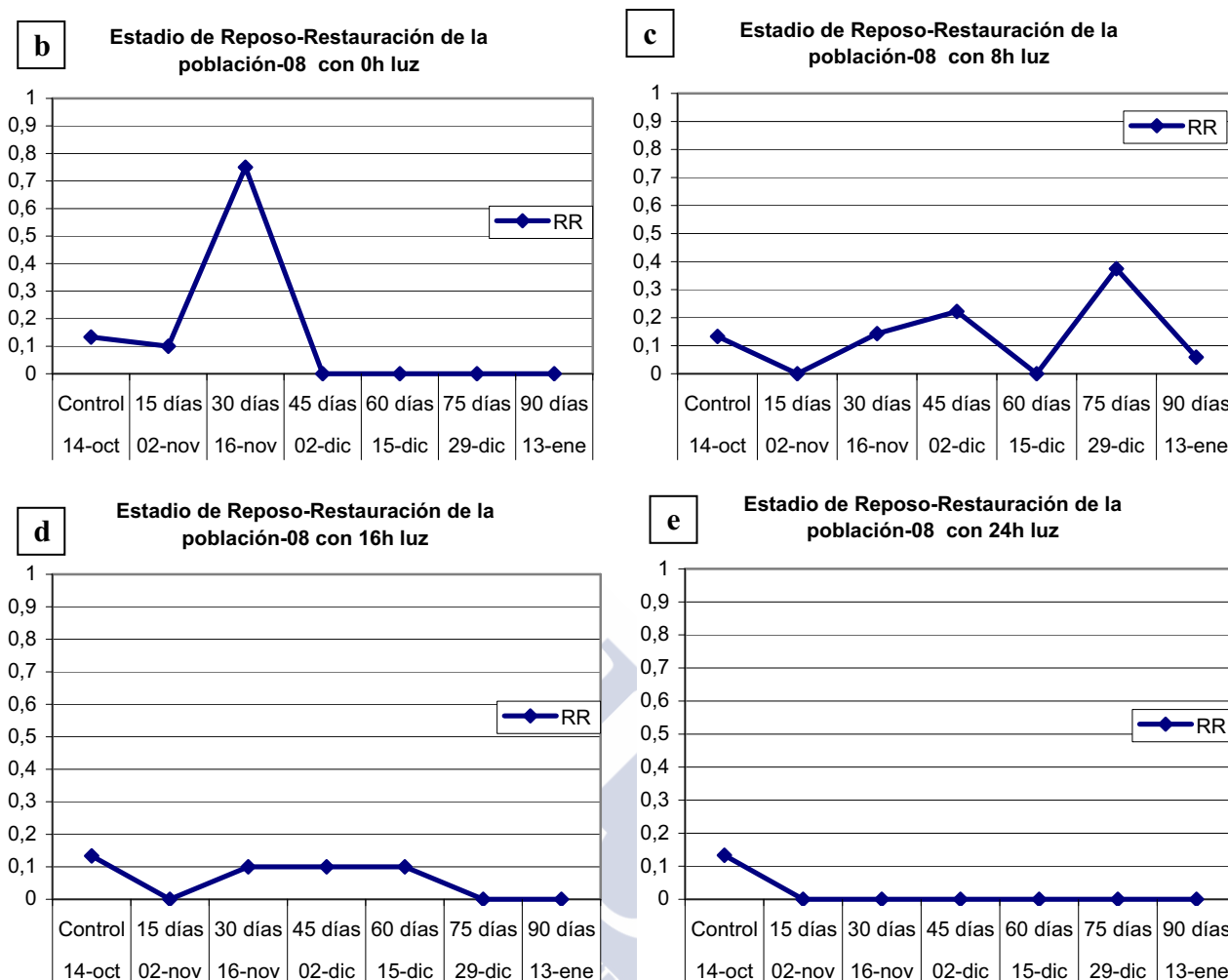


Fig. 7.9. Evolución del estadio de Reposo-Restauración en las ostras de 1-año, procedentes de la población-08 del medio natural y sometidas a las condiciones del Acondicionamiento-2. El eje de ordenadas indica la frecuencia (relativa a 1) de individuos. Fig. 7.9a: control del medio natural; Fig. 7.9b-e: diferentes condiciones de acondicionamiento. RR: estadio de Reposo-Restauración.

La evolución del estadio-RR en la población-08 sometida al ACON-2 se muestra en la Fig. 7.9. La Fig. 7.9a muestra la evolución del RR en el medio natural, y las Fig. 7.9b-e presentan su evolución en los acondicionamientos.

Los resultados fueron los siguientes:

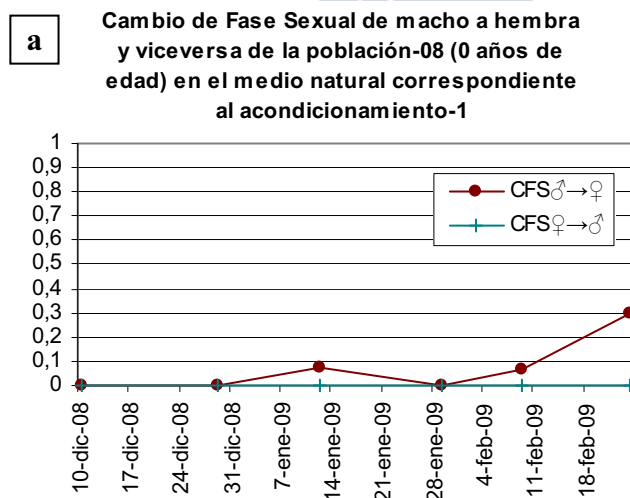
- 1) El colectivo de ostras de 1-año de la población-07 sometido al ACON-1 no muestra estadio-RR, de modo significativo, en ninguna de las condiciones del acondicionamiento, como tampoco lo presenta el control del medio natural (Fig. 7.8a-e).
- 2) En cambio, el colectivo de ostras de 1-año de la población-08 sometido al ACON-2 sí muestra estadio-RR, como también lo hace el control del medio natural (Fig. 7.9a-e).
- 3) El motivo por el que las ostras expuestas al ACON-2 presentan estadio-RR y las del ACON-1 no lo hacen reside en la fecha de extracción de ambos colectivos del medio natural. Las ostras sometidas al ACON-1 fueron extraídas en diciembre, cuando ya habían pasado el estadio-RR correspondiente a su ciclo reproductivo (Fig. 7.6); en cambio, las ostras expuestas al ACON-2 fueron extraídas del medio natural en noviembre, momento en que un porcentaje de la población todavía está en el estadio-RR (Fig. 7.2).

- 4) Centrándonos en el colectivo de ostras del ACON-2, vemos que el control del medio natural tiene un pico de estadio-RR extendido (Fig. 7.9a), y que el acondicionamiento actúa sobre este **RR** del siguiente modo:
 - a) La ausencia de luz (0h-luz) concentra la ocurrencia del estadio-RR, generando un pico alto y estrecho a los 30 días de exposición (Fig. 7.9b). Esto puede ser causado porque la ausencia de luz ralentiza la gametogénesis (ver Cap. 9), produciendo así una sincronización en la entrada de los moluscos en el estadio-RR.
 - b) Cuando el fotoperiodo aumenta, este pico del estadio-RR se extiende con 8h-luz (Fig. 7.9c), se reduce con 16h-luz (Fig. 7.9d) y desaparece con 24h-luz (Fig. 7.9e). La explicación a estos fenómenos puede residir en que la luz estimula la gametogénesis, tanto en la fase sexual masculina como en la femenina (ver Cap.9).

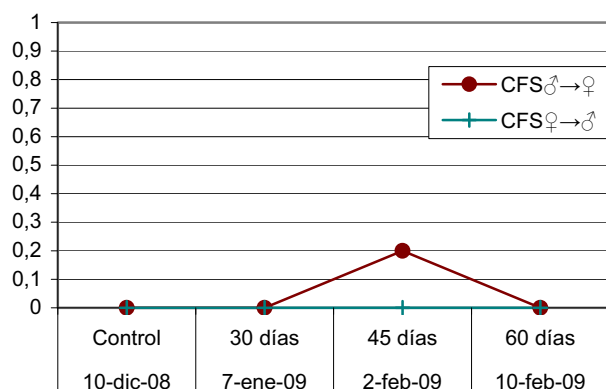
7.3.3 Cambio de Fase Sexual de macho a hembra y viceversa en ostras de 0-años sometidas a acondicionamiento

Las ostras de 0-años de edad se sometieron a los acondicionamientos ACON-1 (Fig. 7.10), ACON-2 (Fig. 7.11) y ACON-3 (Fig. 7.12), y los resultados fueron los siguientes:

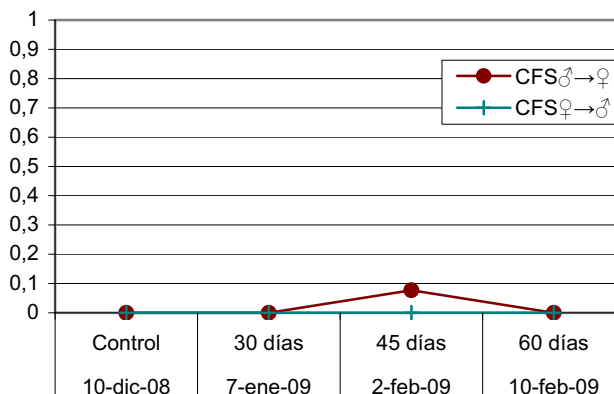
- 1) En los tres acondicionamientos:
 - a) Los individuos inician el acondicionamiento siendo, predominantemente, intersexuales macho (**IS**♂) (Fig. 7.10, 7.11 y 7.12).
 - b) Los cambios de fase sexual **CFS**♂→♀ son observacionales, porque no se estabilizan como **FS**♀. Lo mismo ocurre en los respectivos controles del medio natural.
 - c) En ninguno de los tres acondicionamientos hay cambio de fase sexual **CFS**♀→♂, como tampoco lo hay en el medio natural.
- 2) En el ACON-1 aparecen cambios de fase sexual **CFS**♂→♀ poco significativos, siendo ligeramente superiores al medio natural en las condiciones de **Calor-Corto**, y aparecen antes que en el medio natural (comparar Fig. 7.10b con Fig. 7.10a).



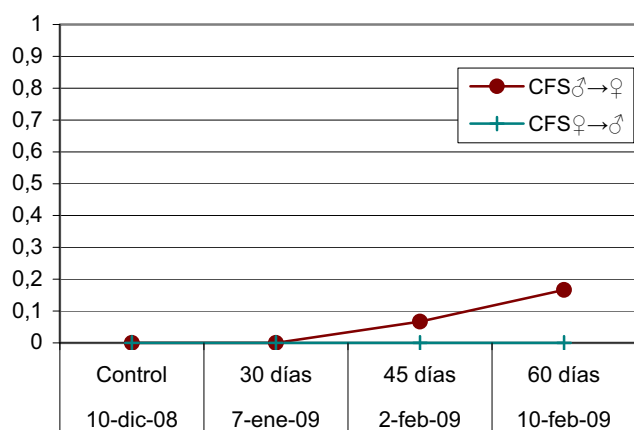
b Cambio de Fase Sexual de macho a hembra y viceversa de la población-08 con Frío-Corto



c Cambio de Fase Sexual de macho a hembra y viceversa de la población-08 con Frío-Largo



d Cambio de Fase Sexual de macho a hembra y viceversa de la población-08 con Calor-Corto



e Cambio de Fase Sexual de macho a hembra y viceversa de la población-08 con Calor-Largo

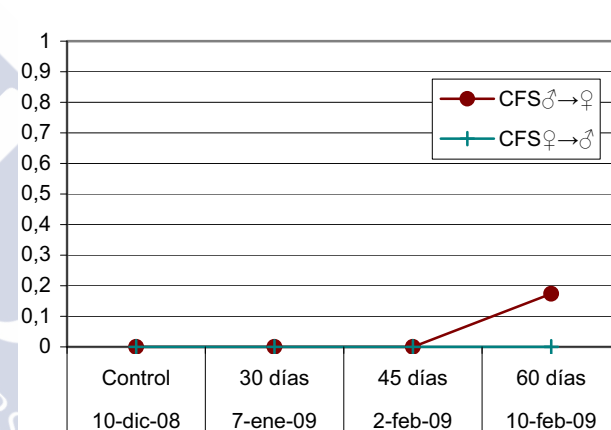


Fig. 7.10. Cambio de Fase Sexual **macho→hembra** y **hembra→macho** en ostras de 0-años de edad expuestas a las condiciones del Acondicionamiento-1 (ACON-1). El eje de ordenadas indica la frecuencia (relativa a 1) de individuos. Fig. 7.10a: control del medio natural; Fig. 7.10b-e: diferentes condiciones de acondicionamiento. CFS♂→♀: cambio de Fase Sexual **macho→hembra**; CFS♀→♂: cambio de Fase Sexual **hembra→macho**.

- 3) En el ACON-2 aparecen cambios de fase sexual CFS♂→♀ poco significativos en todas las condiciones del acondicionamiento, excepto con **24h luz** (Fig. 7.11e) donde no aparecen.

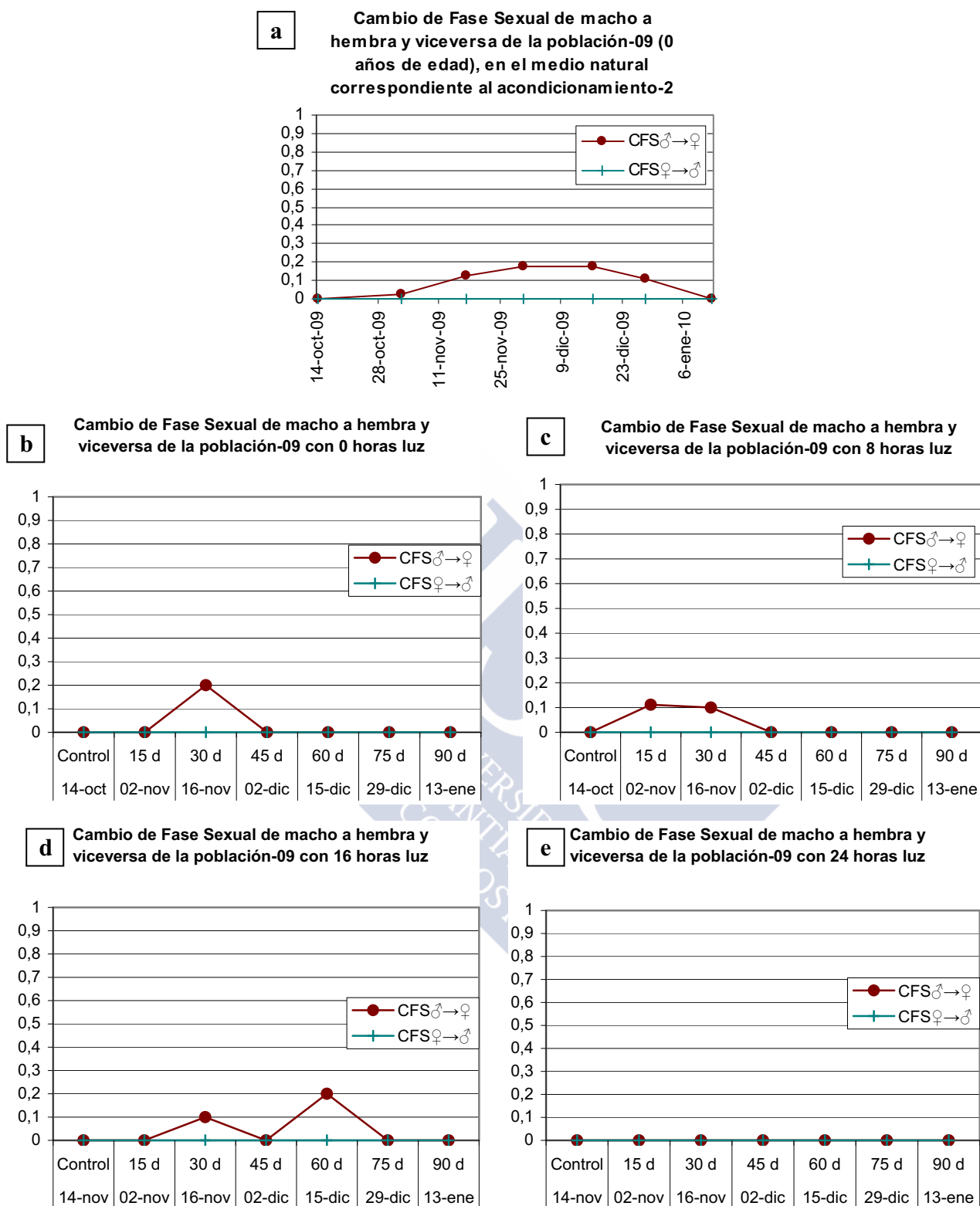


Fig. 7.11. Cambio de Fase Sexual **macho**→**hembra** y **hembra**→**macho** en ostras de 0-años de edad expuestas a las condiciones del Acondicionamiento-2 (ACON-2). El eje de ordenadas indica la frecuencia (relativa a 1) de individuos. Fig. 7.11a: control del medio natural; Fig. 7.11b-e: diferentes condiciones de acondicionamiento. CFS♂→♀: cambio de Fase Sexual **macho**→**hembra**; CFS♀→♂: cambio de Fase Sexual **hembra**→**macho**.

4) En el ACON-3 no aparecen cambios de fase sexual CFS♂→♀ (Fig. 7.12b-c).

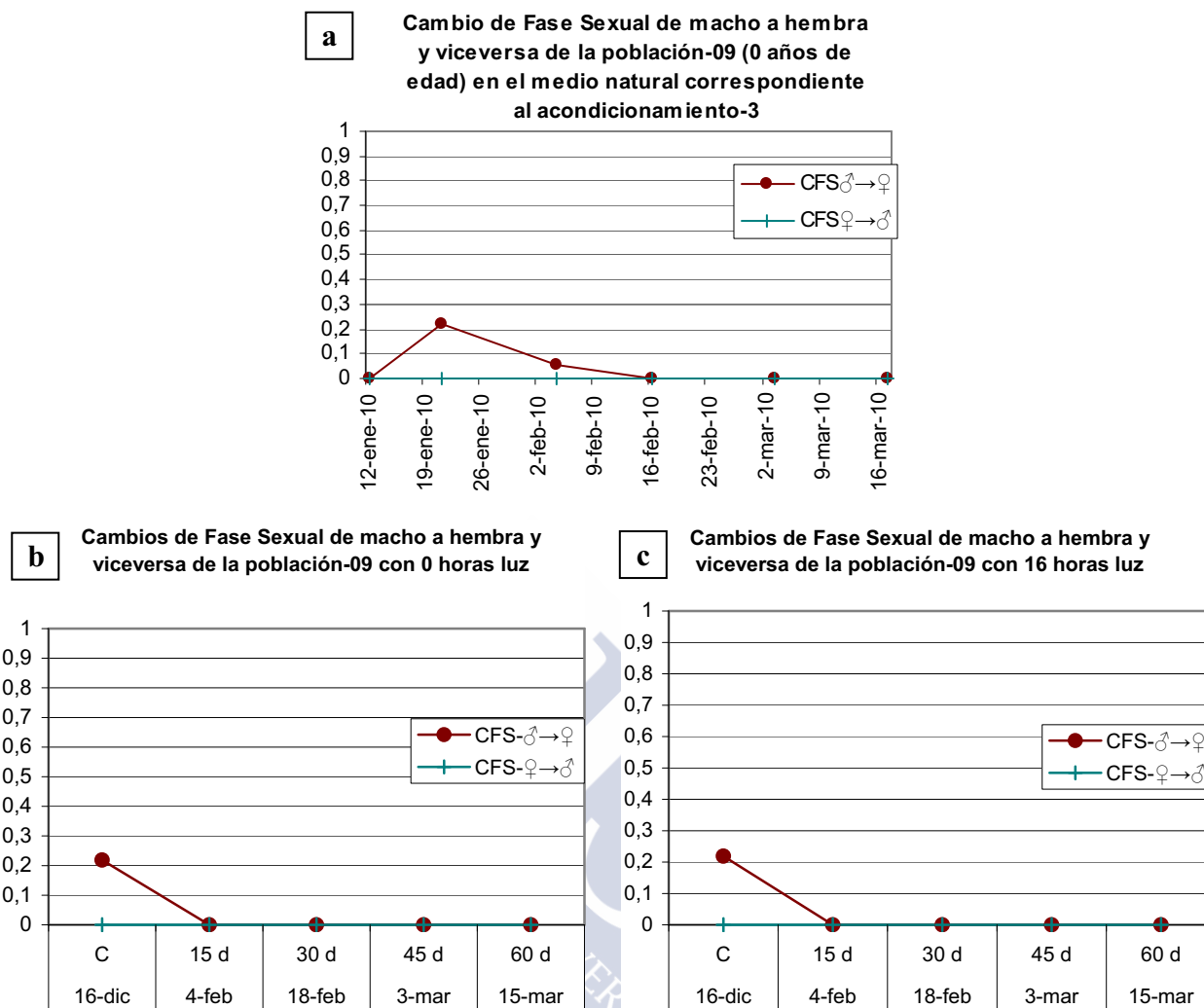


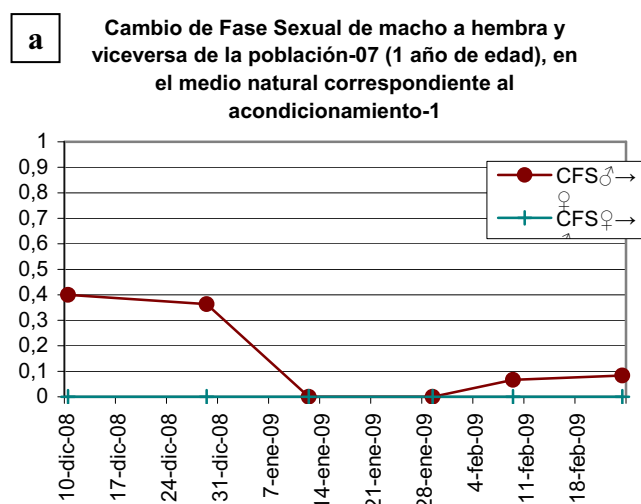
Fig. 7.12. Cambio de Fase Sexual **macho**→**hembra** y **hembra**→**macho** en ostras de 0-años de edad expuestas a las condiciones del Acondicionamiento-3 (ACON-3). El eje de ordenadas indica la frecuencia (relativa a 1) de individuos. Fig. 7.12a: control del medio natural; Fig. 7.12b-c: diferentes condiciones de acondicionamiento. CFS♂→♀: cambio de Fase Sexual **macho**→**hembra**; CFS♀→♂: cambio de Fase Sexual **hembra**→**macho**.

7.3.4 Cambio de Fase Sexual de macho a hembra y viceversa en ostras de 1-año sometidas a acondicionamiento

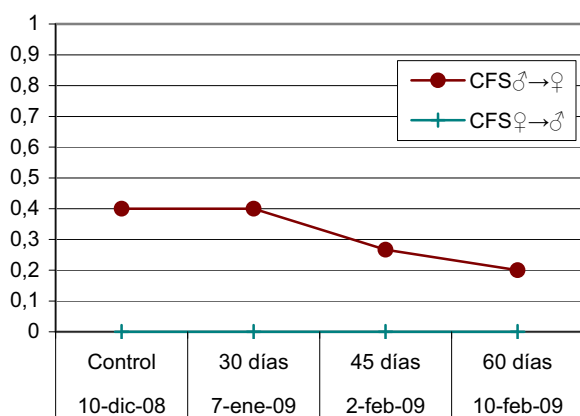
Las ostras de 1-año de edad se sometieron a los acondicionamientos ACON-1 (Fig. 7.13) y ACON-2 (Fig. 7.14). Las ostras, procedentes del medio natural, que se exponen a cada uno de los acondicionamientos parten de diferentes estados de desarrollo de la gónada, por ello se tratan separadamente.

Cambio de Fase Sexual en el ACON-1

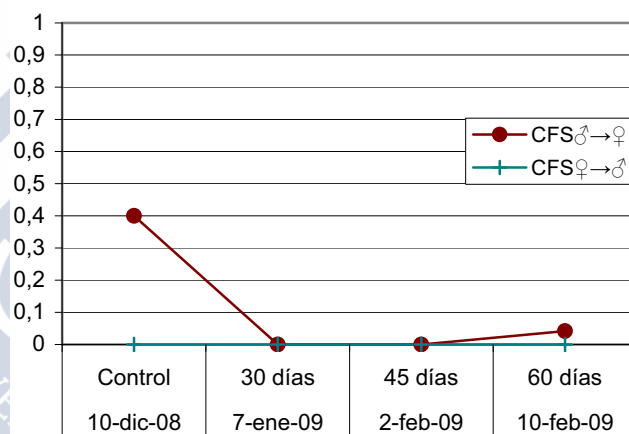
Los resultados se presentan en la Fig. 7.13.



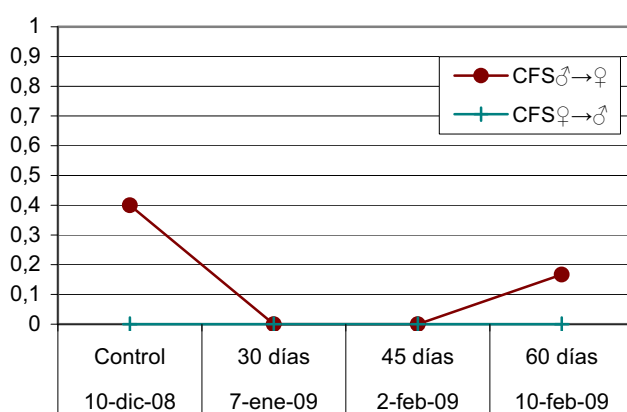
b Cambio de Fase Sexual de macho a hembra y viceversa de la población-07 en Frio-Corto



c Cambio de Fase Sexual de macho a hembra y viceversa de la población-07 en Frio-Largo



d Cambio de Fase Sexual de macho a hembra y viceversa de la población-07 con Calor-Corto



e Cambio de Fase Sexual de macho a hembra y viceversa de la población-07 con Calor-Largo

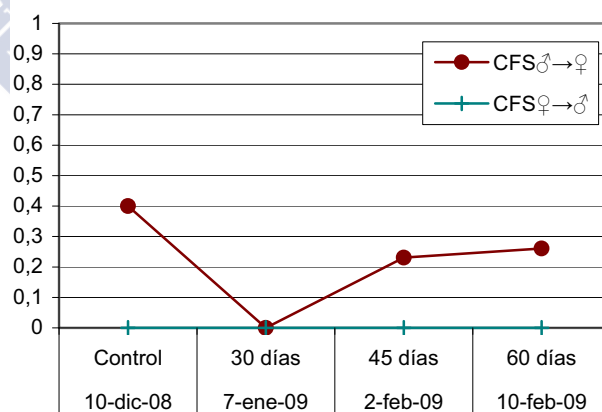


Fig. 7.13. Cambio de Fase Sexual **macho**→**hembra** y **hembra**→**macho** en ostras de **1-año** de edad expuestas a las condiciones del Acondicionamiento-1 (ACON-1). El eje de ordenadas indica la frecuencia (relativa a 1) de individuos. Fig. 7.13a: control del medio natural; Fig. 7.13b-e: diferentes condiciones de acondicionamiento. CFS♂→♀: cambio de Fase Sexual **macho**→**hembra**; CFS♀→♂: cambio de Fase Sexual **hembra**→**macho**.

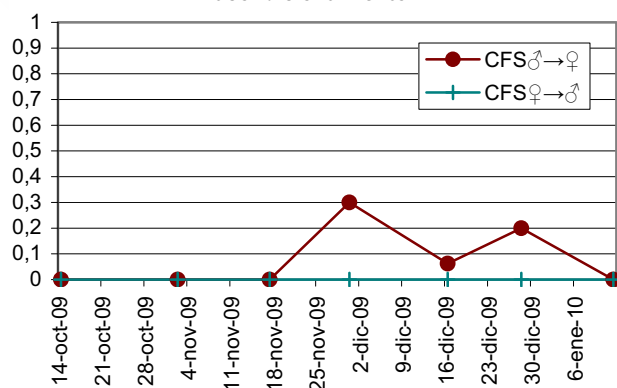
Según el control interno del acondicionamiento, los moluscos inician el acondicionamiento con la siguiente composición de clases sexuales: IS♂ (10%), ♀ (30%), CFS♂→♀ (40%), RR (20%), y los resultados son los siguientes:

- 1) Los cambios de fase sexual CFS♂→♀ no se consolidan, son observacionales, porque no se estabiliza la FS♀. Lo mismo ocurre en el control del medio natural.
- 2) En las condiciones **Frío-Corto** se observan CFS♂→♀ durante todo el acondicionamiento (Fig. 7.13b).
- 3) En las condiciones de **Frío-Largo** no hay CFS♂→♀.
- 4) En las condiciones de **Calor-Corto** prácticamente no hay CFS♂→♀.
- 5) En las condiciones de **Calor-Largo** hay CFS♂→♀ a los 45 y 60 días de acondicionamiento (Fig. 7.13e).
- 6) En ningún acondicionamiento hay CFS♀→♂, como tampoco lo hay en el control del medio natural.

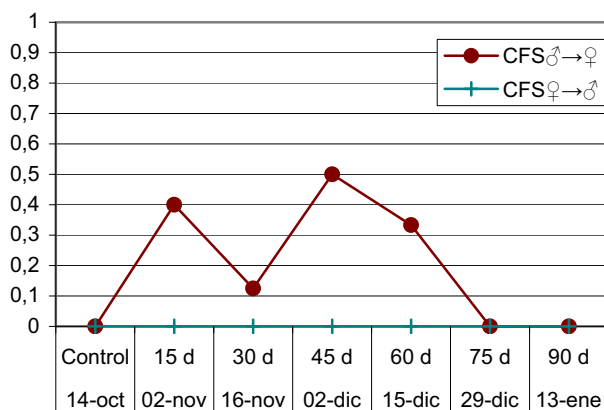
Cambio de Fase Sexual en el ACON-2

Los resultados se presentan en la Fig. 7.14.

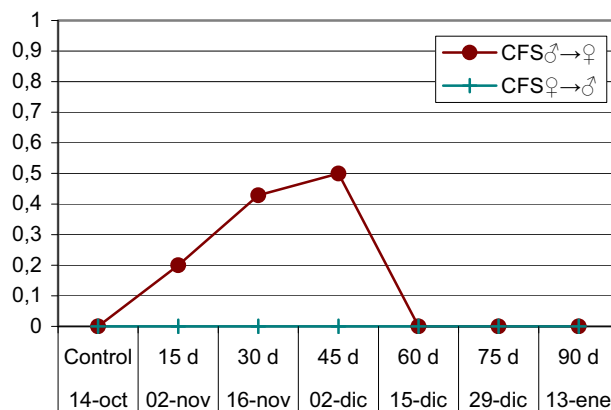
a Cambio de Fase Sexual de macho a hembra y viceversa de la población-08 (1 año de edad), en el medio natural correspondiente al acondicionamiento-2



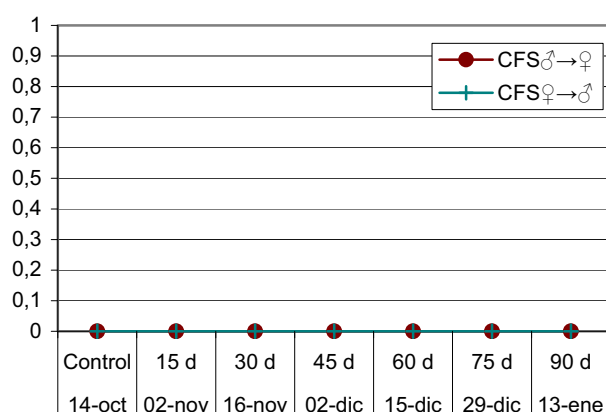
b Cambio de Fase Sexual de macho a hembra y viceversa de la población-08 con 0 horas luz



c Cambio de Fase Sexual de macho a hembra y viceversa de la población-08 con 8 horas luz



d Cambio de Fase Sexual de macho a hembra y viceversa de la población-08 con 16 horas luz



e Cambio de Fase Sexual de macho a hembra y viceversa de la población-08 con 24 horas luz

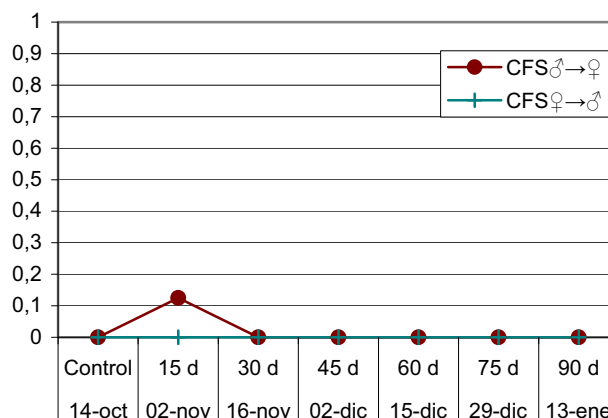


Fig. 7.14. Cambio de Fase Sexual **macho**→**hembra** y **hembra**→**macho** en ostras de 1-año de edad expuestas a las condiciones del Acondicionamiento-2 (ACON-2). El eje de ordenadas indica la frecuencia (relativa a 1) de individuos. Fig. 7.14a: control del medio natural; Fig. 7.14b-e: diferentes condiciones de acondicionamiento. CFS♂→♀: cambio de Fase Sexual **macho**→**hembra**; CFS♀→♂: cambio de Fase Sexual **hembra**→**macho**.

Según el control interno del acondicionamiento, los moluscos inician el acondicionamiento con la siguiente composición de clases sexuales: IS♂ (80%), IS♀ (8%), RR (12%), y los resultados son los siguientes:

- 1) Los cambios de fase sexual CFS♂→♀ que ocurren son observacionales, no se estabilizan, porque no se consolida la FS♀. Lo mismo ocurre en el control del medio natural.
- 2) En comparación con el control del medio natural, en los acondicionamientos con **0h-luz** y **8h-luz** aparecen CFS♂→♀ significativos (Fig. 7.14b y 7.14c).
- 3) En los acondicionamientos con **16h-luz** y **24h-luz** no hay CFS♂→♀ (Fig. 7.14d y 7.14e).
- 4) No hay CFS♀→♂, como tampoco lo hay en el control del medio natural.

7.4 Discusión

Los resultados de este capítulo muestran que en *Ostrea edulis* el estadio de Reposo-Restauración (**RR**) es un marcador del final de un ciclo reproductivo y del inicio del siguiente. La intensidad del estadio –entendiendo por ello el número de individuos de la población que entran simultáneamente en él– varía con la edad, y tiene un perfil más estrecho en ostras de **0-años**. Asimismo, este estadio es afectado por el fotoperiodo y la temperatura.

Los cambios de sexo –cambios de fase sexual– **macho-hembra** ($\text{CFS}\sigma \rightarrow \text{FS}\sigma$) y **hembra-macho** ($\text{CFS}\sigma \rightarrow \text{FS}\sigma$) son afectados por el fotoperiodo. Para que el $\text{CFS}\sigma \rightarrow \text{FS}\sigma$ se consolide el animal tiene que tener capacidad de desarrollar la fase sexual hembra ($\text{FS}\sigma$) y esto depende de su edad. Si el molusco no puede consolidar la $\text{FS}\sigma$, los cambios de fase sexual $\text{CFS}\sigma \rightarrow \text{FS}\sigma$ no son efectivos y el animal vuelve a desarrollar una fase sexual funcional **macho** ($\text{FS}\sigma$).

Se observaron cambios de fase sexual **hembra-macho** ($\text{CFS}\sigma \rightarrow \text{FS}\sigma$), de poca intensidad, en el medio natural pero no en los acondicionamientos.

Tanto en el medio natural como en los acondicionamientos, muy pocos de los cambios de sexo se estabilizan, es decir, los cambios de sexo reales son escasos. En el caso del medio natural, estos resultados coinciden con Orton (1931) donde afirma, en sus experimentos sobre cambio de sexo en ostra plana en el medio natural, que sólo un pequeño porcentaje del cambio de sexo se estabiliza.

Ya sea en el medio natural o en los acondicionamientos, en la mayoría de los cambios de sexo la fase sexual que sucede a la **fase sexual funcional** no llega a la puesta porque no se estabiliza, y sólo unos pocos cambios de sexo acaban con puesta, es decir, ocurre un **cambio de sexo** real, aunque, como planteamos en el epígrafe 7.1, en el caso de *Ostrea edulis* no se trata de un cambio de sexo verídico sino de un **cambio de fase sexual funcional**.

7.4.1 Estadio de Reposo-Restauración

Tanto en la **población-08** como en la **población-07**, en el medio natural, el estadio-RR aparece al final del periodo reproductivo, ubicándose entre el final del verano y principios de otoño. En las ostras de **0-años** acondicionadas no aparece **RR** en ninguno de los acondicionamientos y la razón estriba en que estos moluscos no completan un ciclo reproductivo durante el periodo de acondicionamiento.

Las ostras de **1-año** de edad de la **población-07** expuestas al **ACON-1** no muestran estadio RR, como tampoco lo hacen las de su control del medio natural; en cambio, las ostras de la misma edad de la **población-08** sometidas al **ACON-2** presentan estadio **RR**, así como las de su control en el medio natural; estas diferencias de comportamiento en cuanto a la presentación del estadio RR se pueden explicar así: en ACON-1 las ostras se extraeron del medio natural cuando los animales habían completado un ciclo reproductivo y estaban desarrollando el siguiente, en cambio, en ACON-2 cuando las ostras se extraen del medio natural, un porcentaje de individuos todavía estaban en estadio RR, por ello aparece este estadio en el control del medio natural.

Con alimentación “ad libitum” y temperatura constante (aprox. 14-15 °C) el **fotoperiodo** afecta a la ocurrencia del estadio-RR del siguiente modo: la ausencia de luz (0h-luz) concentra a las ostras en un pico de RR a los **30 días** de acondicionamiento, y su presencia (8, 16, 24h-luz) las dispersa en este estadio, llegando incluso a desaparecer. La razón estriba en que el **fotoperiodo corto** ralentiza la gametogénesis (ver Cap. 9) y los animales tardan más en salir del estadio-RR.

7.4.2 Cambio de Fase Sexual

El cambio de sexo, de macho a hembra y viceversa, está altamente afectado por el **fotoperiodo**, la **temperatura** y la **edad**:

- A la **edad** de **0-años** las ostras son, normalmente, **protándricas** y en raras ocasiones ocurre un **cambio de sexo real macho-hembra**, y viceversa, en el medio natural, pero tampoco ocurrió en ninguno de los acondicionamientos. La explicación para ambas situaciones está en que el desarrollo de la fase sexual hembra está ralentizado a esta edad de los animales.
- La **temperatura desfavorable** (menor a 16 °C; Orton, 1933) impide el cambio de sexo real porque inhibe la puesta de la fase sexual hembra (ver Cap.9). Esto quiere decir que en invierno, otoño, y en los acondicionamientos, cuando la temperatura sea inferior a 16 °C nunca se producirá un cambio de sexo real tanto de macho a hembra como a la inversa, ya que para que ambos ocurran es necesaria la puesta de la fase sexual hembra.
- La **temperatura favorable** (más de 16 °C, Orton, 1933) permite el cambio de sexo real macho-hembra y viceversa porque la puesta de la fase sexual hembra es posible (ver Cap.9), aún cuando esto no implica que se vaya a producir.
- El **fotoperiodo corto** favorece el cambio de fase sexual macho-hembra y viceversa tanto en el medio natural como en los acondicionamientos (ver Cap. 8 y 9); sin embargo, que estos cambios sean efectivos depende de que la temperatura y la edad sean favorables.

Cambio de sexo	Factores	Impide	Permite	Favorece
	Edad	0 años	1 año	
	Temperatura	Menor 16°C	Más 16° C	
	Fotoperiodo			8 horas o menos

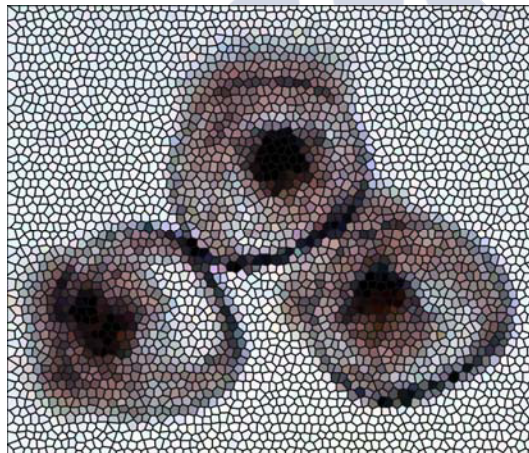
Fig. 7.15. Tabla resumen de la influencia de los factores **edad**, **temperatura** y **fotoperiodo** sobre el cambio de sexo.

Según esto, con alimentación “ad libitum” los factores claves para el cambio de sexo son la **edad** y la **temperatura**, y ambos deberán ser favorables para que el cambio se produzca. Mientras que el **fotoperiodo corto** sería un factor multiplicador.

En conclusión, si quisiéramos incrementar los **cambios de sexo** a través de cambios de fases sexuales tomaríamos animales de **1-año** de edad con **alimentación ad libitum** y los someteríamos a **fotoperiodo corto** y **temperatura alta**.

CAPÍTULO 8:

CICLO NATURAL





Se considera **ciclo reproductor natural** al sucesivo desarrollo de las fases sexuales, la funcionalidad y las clases sexuales a lo largo del año, y su comportamiento en las distintas estaciones.

Como ya se vio, el ciclo reproductor en bivalvos presenta una alta estacionalidad. *Ostrea chilensis* tiene un lento desarrollo en invierno y máximo desarrollo y puestas en primavera- verano (Saavedra, 2002). *Ostrea virginica* inicia el ciclo reproductor en otoño (Galtsoff, 1938). *Crassostrea gigas* lleva a cabo la gametogénesis en mayo-junio (Cardoso et al, 2007). *Solen marginatus*, entra en reposo en julio- agosto, en agosto- octubre se multiplican las gonias, en noviembre- abril se lleva a cabo la gametogénesis, en marzo- abril se produce la vitelogénesis y la maduración de los gametos masculinos, y en mayo- junio ocurren las puestas (Remacha-Treviño, 2005).

El **desarrollo del ciclo depende de las condiciones más o menos rigurosas de las estaciones**; así, como ya se mencionó, una misma especie, en distintas regiones geográficas puede presentar un comportamiento reproductor más o menos diferenciado. Incluso hay especies tropicales, como *Pinctada margaritifera* que tienen puestas durante todo el año, ya que las condiciones ambientales son más o menos estables y no hay estacionalidad (Pouvreau et al, 2000b).

Respecto a *Ostrea edulis*, esta siempre presenta una **estacionalidad** más o menos pronunciada. En Maine, durante el invierno tiene un grado de desarrollo a nivel de gonias, en primavera inicia la gametogénesis, en junio alcanza la madurez de la fase macho y hembra, en julio y agosto pone y en septiembre se reabsorben los restos de los gametos no liberados al exterior (Loosanoff, 1962).

En nuestro caso, en el Mediterráneo hay estacionalidad, y por lo tanto, se espera que el ciclo reproductor, así como el desarrollo de las fases, la funcionalidad y las clases sexuales, fluctúen a lo largo del año.

A continuación se estudiará como influye la estacionalidad en las fases sexuales funcionales, a través de sus series gametogénicas, por un lado, y en la funcionalidad sexual (sexo) y las clases sexuales por otro. Y a su vez, como esta influencia se ve afectada por la edad de los animales, al trabajar con dos poblaciones, la de junio 08, de 0 años de edad, y la de junio 07, de 1 año de edad.

Con el fin de simplificar los pies de figura, los acrónimos y símbolos están indicados en la primera figura de cada epígrafe, siendo estos válidos para las gráficas que las siguen. De este modo en el pie de la Fig. 8.1 están los acrónimos válidos para todas las figuras que describen el grado de desarrollo.

Por otro lado, recordar, que en todas las gráficas, el eje de ordenadas indica la proporción, en base 1, de los individuos de la población.

8.1. Fases Sexuales (FS) funcionales

8.1.1 Población Junio 08

El estudio se inició el 12 de noviembre del 2008; en este momento los animales, con 0 años de edad, ya tenían un desarrollo gametogénico.

A continuación se muestra la evolución del grado de desarrollo de ambas fases sexuales, por separado, a lo largo de todo el experimento (Fig. 8.1).

Así, la fase macho tendrá cuatro grados de desarrollo:

Espermatogonias (Spg): Es el nivel más bajo de desarrollo, indica que esa fase sexual acaba de iniciar su desarrollo.

Meiosis (Me): Es un nivel medio de desarrollo.

Maduración (Ma): Es el nivel más avanzado de desarrollo antes de la puesta.

Puesta (P♂): Es el grado más alto de desarrollo y marca la liberación de esa fase sexual.

La fase hembra se dividió en cinco grados de desarrollo para marcar los dos tipos de madurez que sufre:

Ovogonias (Ovg): Es el nivel más bajo de desarrollo e indica que esa fase acaba de iniciar su desarrollo.

Ovocito previtelogénico (Ovp): Se corresponde al grado de desarrollo de meiosis, de la fase macho. En la fase hembra es muy difícil ver las figuras meióticas, ya que son muy rápidas, por este motivo, lo que se contabiliza es la estirpe celular resultante de ellas.

Vitelogénesis (OvV): El grado de desarrollo que indica que la meiosis está detenida y que esa fase está llevando a cabo la maduración vitelogénica.

Ovocitos postvitelogénicos (Ovptv): En este nivel la maduración vitelogénica se ha completado y está ocurriendo la maduración meiótica. Es el grado de mayor maduración antes de la puesta.

Puesta (P♀): Es el mayor grado de desarrollo e indica la liberación de esa fase sexual.

Las estirpes celulares que componen cada uno de los grados de desarrollo se pueden ver en la Fig. 3.20 del capítulo 3.

Esta representación nos permite tener una visión global del comportamiento de la población a lo largo del tiempo; posteriormente, a modo de simplificación, se explicará el desarrollo de las fases macho y hembra estación por estación, es decir, la velocidad de desarrollo de cada Fase sexual. De este modo, un aumento en la proporción o acumulación de un grado de desarrollo, o el paso lento al próximo grado de desarrollo, nos indicaría una ralentización del sistema; mientras que el paso rápido o la no observación de un grado de desarrollo nos indicaría una aceleración del sistema. Esto nos permitirá observar las fluctuaciones en el grado de desarrollo al variar las condiciones propias de cada estación; es decir, la influencia de las condiciones ambientales en el grado de desarrollo de las dos fases sexuales.

Hay que puntualizar que las fases sexuales representadas en las gráficas son las **fases sexuales funcionales**, es decir, en cada muestreo se separaron los machos funcionales y se recogió el grado de desarrollo de su fase sexual macho funcional, de la misma manera se procedió con las hembras y su fase sexual funcional.

La suma, en cada muestreo de la proporción de machos y hembras funcionales nos daría el total de la población, cuando no es así es porque en ese muestreo hay Indeterminados (individuos sin desarrollo gonadal) o Intersexuales macho-hembra, en los que las dos fases tienen el mismo grado de desarrollo. Esta casuística se recoge en el apartado 8.2 de este mismo capítulo.

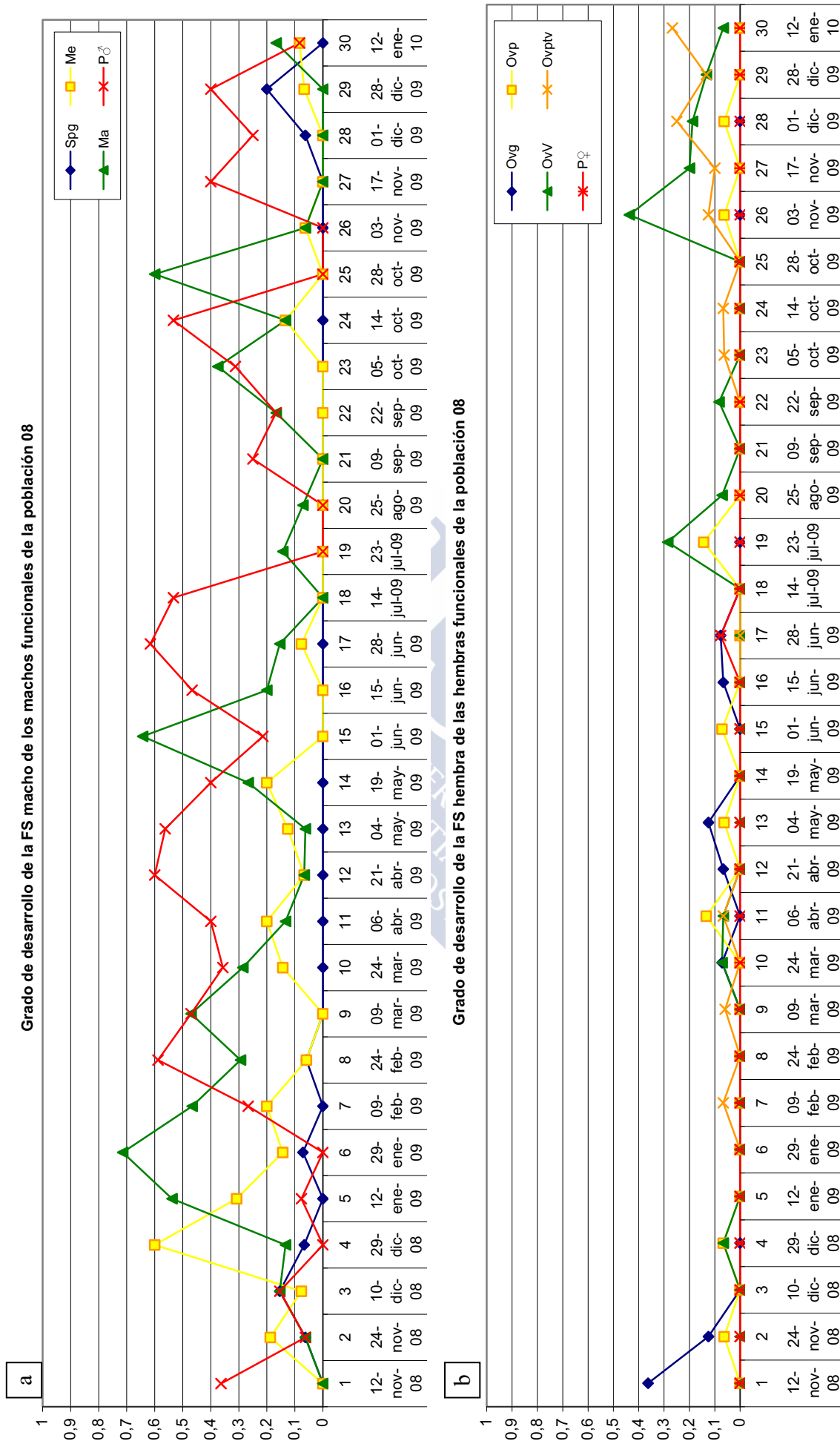


Fig. 8.1. Evolución del grado de desarrollo de las fases sexuales macho (a) y hembra funcionales (b) de la clase poblacional 08, con 0 años de edad. Spg: Espermatogonia; Me: Meiosis; Ma: Maduración; P: Puesta; Ovg: Ovogonia; OvV: Ovocito previtelogénico; Ovptv: Ovocito vitelogénico; Ovptv: Ovocito postvitelogénico.

Otoño (12 noviembre – 29 de diciembre)

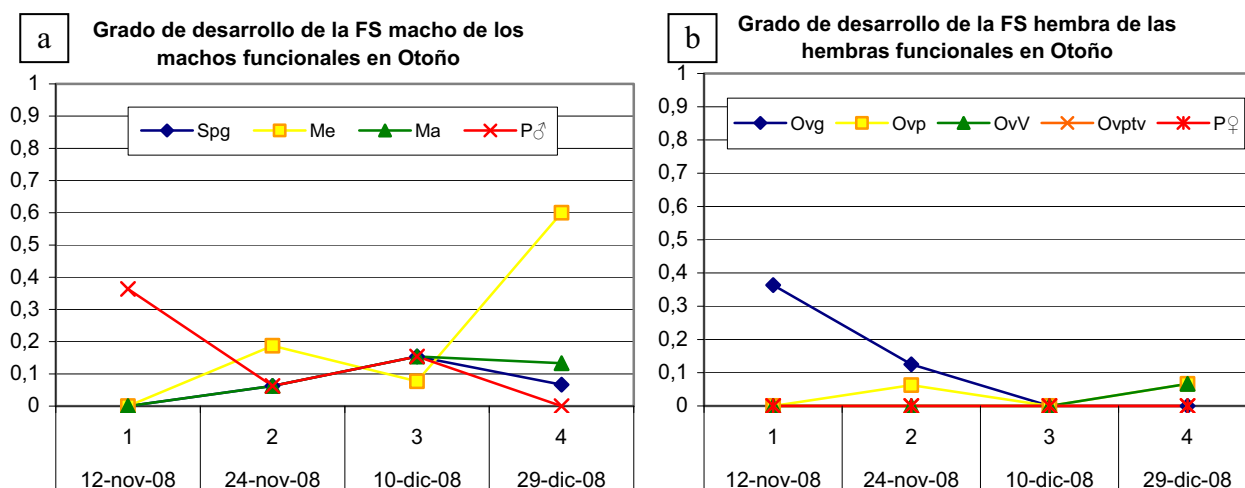


Fig. 8.2. Grado de Desarrollo de la Fase sexual macho (a) y hembra (b) funcionales en otoño de la población 08 (0 años de edad. Spg: Espermatogonia; Me: Meiosis; Ma: Maduración; P♂: Puesta macho; Ovg: Ovogonia; Ovp: Ovocito previtelogénico; OvV: Ovocito vitelogénico; Ovptv: Ovocito postvitelogénico; P♀: Puesta hembra.

La **fase macho** (Fig. 8.2a), inicialmente (12 de noviembre), está en puesta. A continuación (24 de noviembre) surgen Spg que entran lentamente en meiosis, y no es hasta el 29 de diciembre, cuando aparece un gran pico de meiosis. El pico retardado de meiosis, la persistencia de espermatogonias y extensión en el tiempo de las puestas indican que hay una ralentización de todo el desarrollo de la fase sexual macho.

La **fase hembra** (Fig. 8.2b), inicialmente (12 de noviembre) está inmadura a nivel de ovogonias; y pasa lentamente a meiosis y maduración. Con lo que la fase sexual hembra también está ralentizada. Además, es poco visible, es decir, hay pocos individuos con la fase sexual hembra funcional y esta tiene un bajo grado de desarrollo.

A finales del Otoño las fases sexuales se desarrollan cada vez más lentamente.

Invierno (12 enero- 9 de marzo)

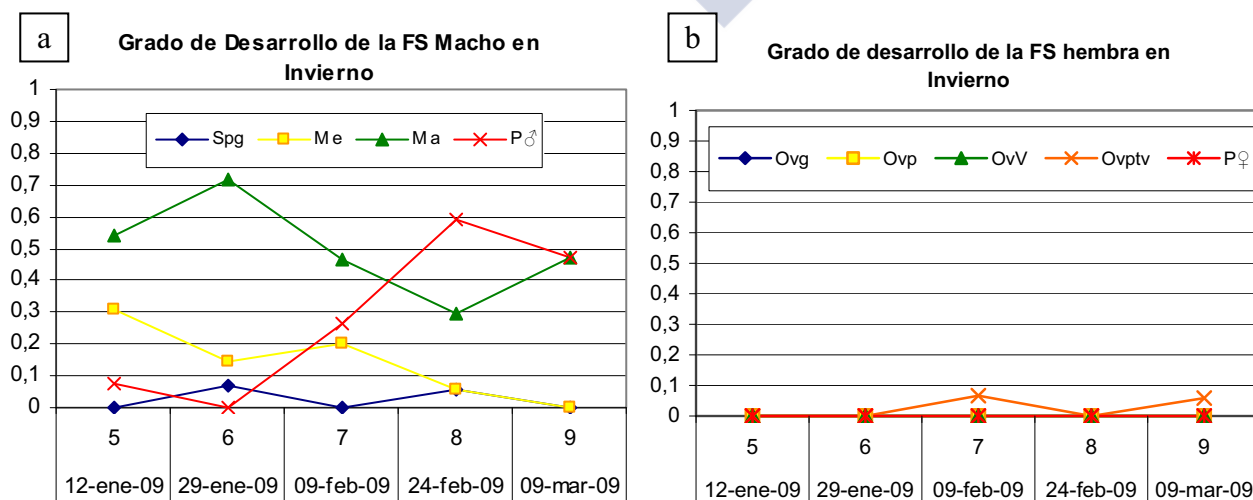


Fig. 8.3: Grado de desarrollo de las fases sexuales macho (a) y hembra (b) funcionales en Invierno de la población 08 (0 años de edad).

En la **fase sexual macho** (Fig. 8.3a), el pico de meiosis que surge en otoño (Fig. 8.2a) pasa a maduración donde se acumulan, para culminar en unas puestas lentas y extendidas en el tiempo. Siguen surgiendo espermatogonias que pasan lentamente a meiosis. La fase sexual macho continúa ralentizada.

Respecto a la **fase sexual hembra** (Fig. 8.3b), sigue habiendo pocas fases hembra funcionales. Los vitelogénicos del otoño (Fig. 8.2b) pasan a postvitelogénicos y se mantienen en el tiempo, sin que haya puesta. Sin embargo, en muestra analizada en el Oceanográfico de A Coruña si se encontró una puesta hembra el 24 de febrero. Esto se debe a que el porcentaje de hembras en puestas es tan bajo que no se detecta en los muestreos.

Ambas fases sexuales están muy ralentizadas en invierno, reduciéndose esta desaceleración a medida que se acerca la primavera.

Primavera (24 marzo – 28 junio)

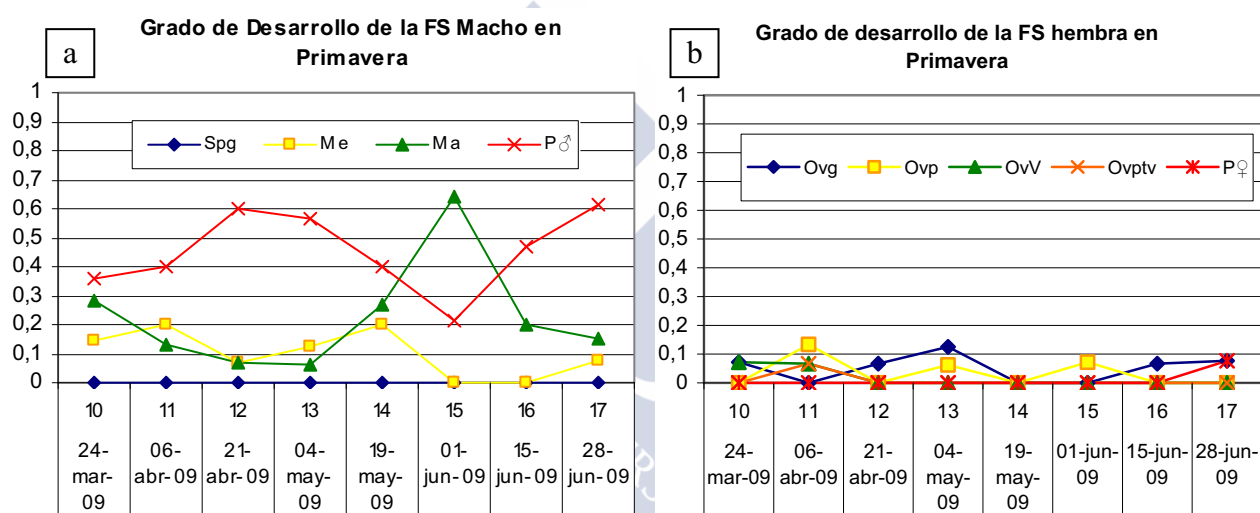


Fig. 8.4. Grado de desarrollo de las fases sexuales macho (a) y hembra (b) funcionales en primavera, de la población 08 (0 años de edad).

En la **fase macho** (Fig. 8.4a) surgen nuevos picos de meiosis sin que se observen los picos de espermatogonias, lo que indica que las etapas iniciales de desarrollo son más rápidas que en otoño e invierno. Estos picos de meiosis pasan a maduración más rápidamente a medida que avanza la primavera. Los maduros de la etapa anterior pasan a velocidad relativamente alta a puestas.

Respecto a la **fase sexual hembra** (Fig. 8.4b), los ovocitos postvitelogénicos desaparecen, lo cual indica que debió de haber puesta, sin embargo, esta no se registró. Esto puede ser debido a que el porcentaje de hembras maduras en puesta es tan bajo que no se registra en el muestreo. Por otro lado, continúan surgiendo ovogonias que pasan a meiosis. Al final de la primavera un pequeño porcentaje de hembras maduras llegan a puesta. El porcentaje de individuos con la fase sexual hembra es tan bajo que es difícil observar el desarrollo de esta, sin embargo se puede ver que predominan las fases iniciales de desarrollo, y sólo un pequeño porcentaje madura.

La **fase sexual macho** está acelerada en su desarrollo respecto al otoño y el invierno. Sin embargo, la **fase hembra** está ligeramente retenida al inicio del desarrollo, en la fase de ovocitos previtelogénicos, principalmente; esto nos indica que hay algún factor que está desfavoreciendo la vitelogénesis.

Verano (28 junio – 22 septiembre)

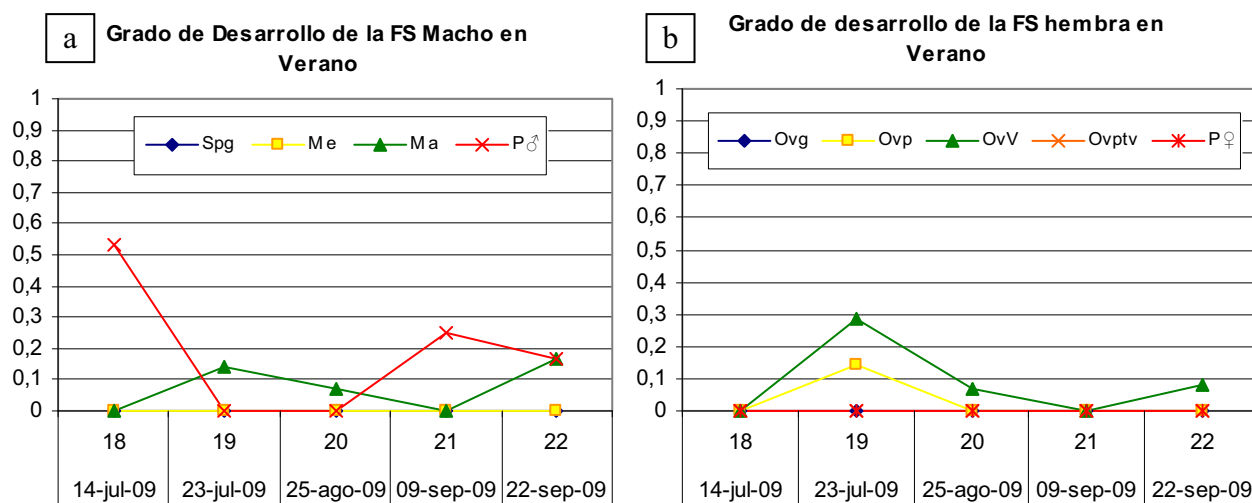


Fig. 8.5. Grado de desarrollo de las fases sexuales macho (a) y hembra (b) funcionales en verano de la población 08 (1 año de edad)

En la **fase macho** (Fig. 8.5a) las meiosis pasan rápidamente a maduración y puesta. Sin embargo, del 23 de julio al 25 de agosto se detiene el desarrollo, las fases sexuales en maduración se mantienen sin llegar a puesta y no surgen nuevas series gametogénicas macho, no siendo hasta el 9 de septiembre que la fase macho llega a puesta. Las puestas son cada vez más lentas a medida que avanzamos hacia el otoño, y se extienden en el tiempo.

La **fase hembra** (Fig. 8.5b) se hace más visible por la ralentización de la macho, pero ni surgen series nuevas, ni avanzan, en su desarrollo, las ya existentes.

La **fase macho** (Fig. 8.5a), al inicio del verano está acelerada, sin embargo, en la segunda mitad de julio y en agosto detiene su desarrollo y lo reinicia más desacelerado a finales de verano.

La **fase hembra** (Fig. 8.5b) se hace más visible coincidiendo con el frenado de la fase macho (Fig. 8.5a); sin embargo no avanza en su desarrollo, y cuando el macho retoma su desarrollo pierde esta visibilidad. A finales de verano las hembras funcionales continúan en vitelogénesis, sin conseguir avanzar en su grado de desarrollo; esto indica que la fase hembra sigue desfavorecida en este punto.

Otoño (22 septiembre – 1 diciembre)

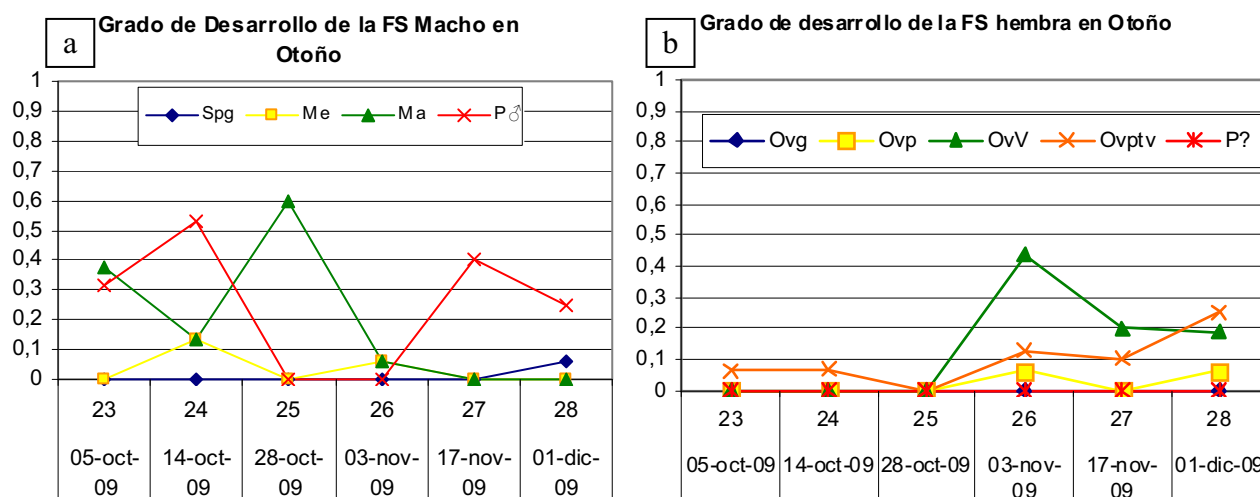


Fig. 8.6. Grado de desarrollo de las fases sexuales macho (a) y hembra (b) funcionales en otoño de la población 08 (1 año de edad)

La **fase macho** (Fig. 8.6a) sigue el mismo patrón que a finales de verano, es decir, hay desarrollo pero ligeramente ralentizado; surgen pequeños picos de meiosis que pasan lentamente a maduros, y los maduros progresivamente a puestas.

Respecto a la **fase hembra** (Fig. 8.6b), al principio del otoño tiene una baja visibilidad y se va incrementando a lo largo de la estación. Continúa habiendo ovocitos vitelogénicos, pero ya surgen los postvitelogénicos, que se acumulan sin que haya puesta.

Ambas fases están ligeramente ralentizadas, la fase macho madura lentamente y pone, sin embargo la hembra, aunque ya parece que no está tan ralentizada en vitelogénesis, no alcanza la puesta.

Invierno (28 diciembre – 12 enero)

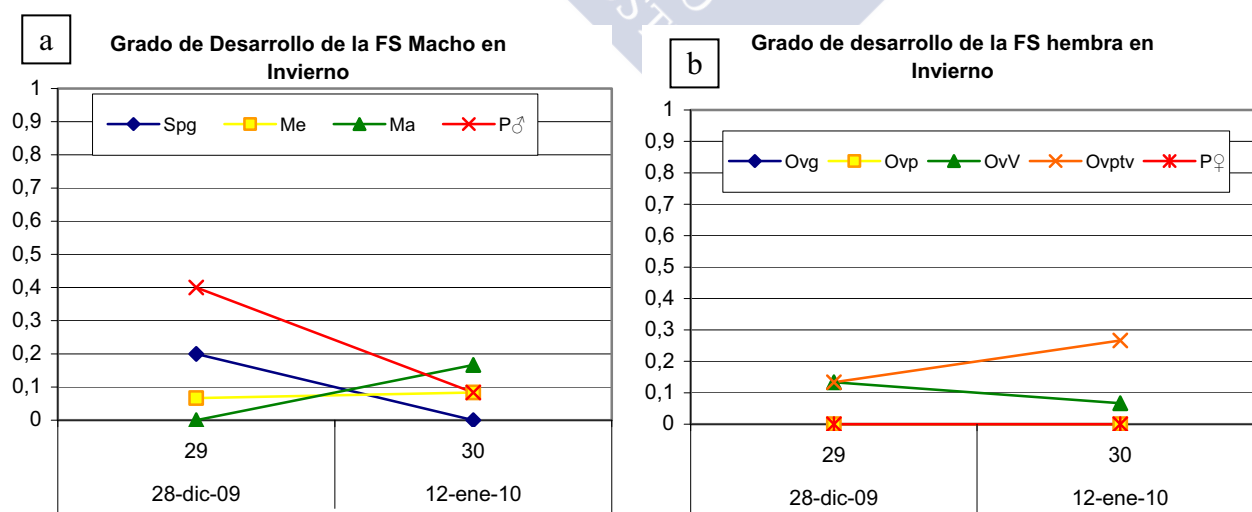


Fig. 8.7. Grado de desarrollo de las fases sexuales macho (a) y hembra (b) funcionales en Invierno de la población 08 (1 año de edad).

En la **fase macho** (Fig. 8.7a) las puestas del otoño (Fig. 8.6a) se extienden en el tiempo. Surgen espermatogonias que se acumulan antes de pasar lentamente a meiosis, y a su vez, la meiosis pasa lentamente a maduración.

En la **fase sexual hembra** (Fig. 8.7b), los vitelogénicos pasan lentamente a maduros y se acumulan sin que se produzcan puestas.

Ambas fases sexuales están ralentizadas.

8.1.1.1 Resumen de los resultados de la evolución de las fases sexuales funcionales de la población 08 en el medio natural

Estación	Fase Macho			Fase Hembra			Puesta macho	Puesta hembra
Otoño	~-			-			~	0
Invierno	-			-			~-	0
Primavera	~+			-			+	~-
Verano	+	0	+	+	0	+	+	~-
Otoño	~-			~-			~	~-
Invierno	-			-			~-	-

Fig. 8.8. Tabla resumen de la estacionalidad de las fases sexuales funcionales de la población 08, de 0 años de edad, en el medio natural. -: Fase ralentizada; +: Fase acelerada; ~: Velocidad de desarrollo de la fase moderada; ~-: Fase moderadamente ralentizada; ~+: Fase moderadamente acelerada; 0: sin desarrollo.

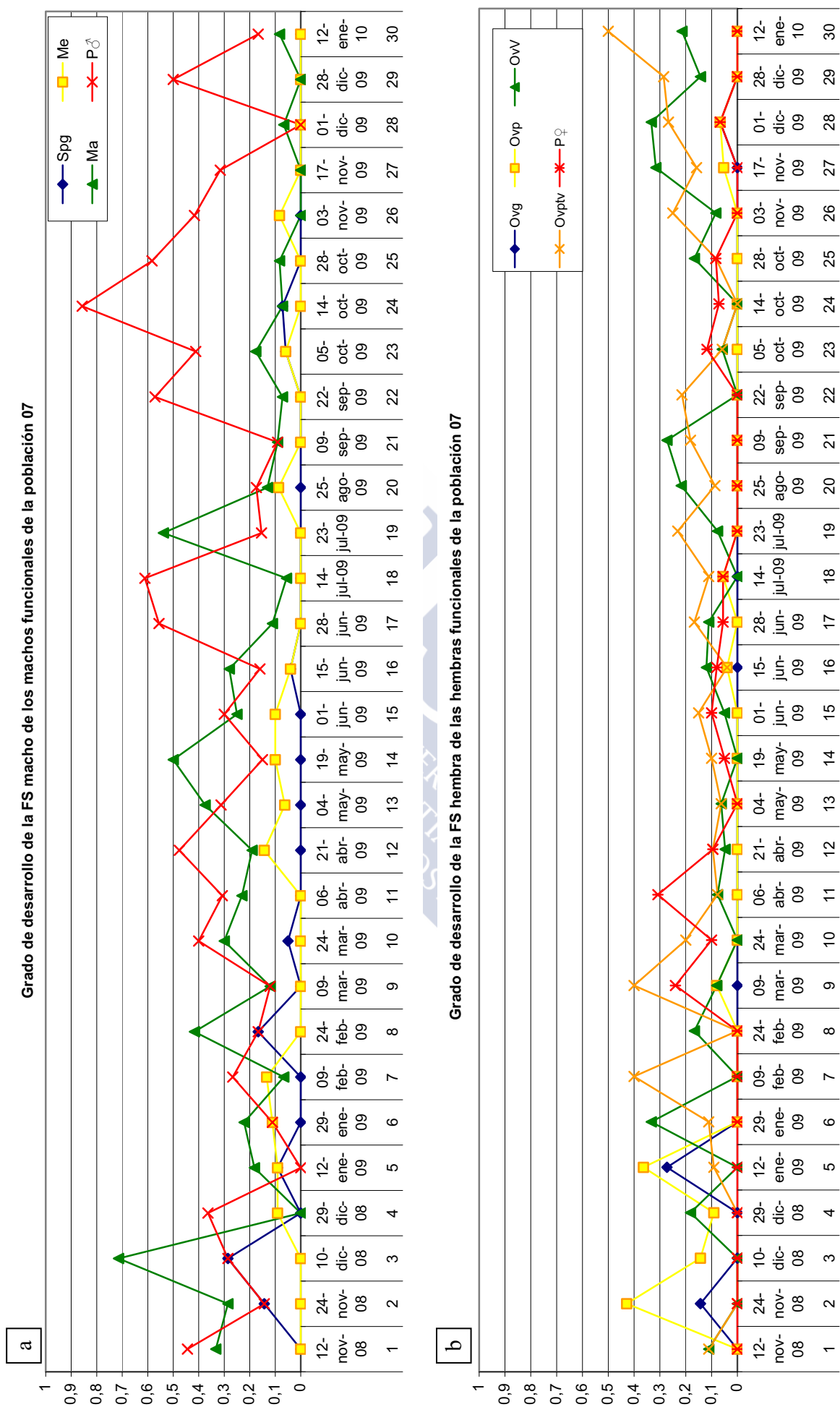
Estacionalidad de la población 08 (Fig. 8.8):

- En **otoño** las fases sexuales están más o menos **ralentizadas**, siendo mayor en el primer otoño de vida y en la fase hembra. Las puestas hembras están inhibidas.
- En **invierno** las fases sexuales están **ralentizadas** y las puestas hembra inhibidas.
- En **primavera, y principios de verano**, la fase macho está ligeramente **acelerada**, mientras que la hembra continúa **ralentizada** y las puestas relativamente inhibidas.
- En **verano** se produce un **frenado** en el desarrollo gametogénico a finales de julio y agosto. Las puestas hembra continúan relativamente inhibidas.

8.1.2 Población Junio 07

El estudio se inició el 12 de noviembre del 2008, momento en los que los animales, de 1 año de edad, ya tenían desarrollo gametogénico.

Al igual que se hizo con la población 08, primero se expondrá la evolución del desarrollo a lo largo de todo el periodo de estudio de ambas fases sexuales funcionales por separado (Fig. 8.9), para luego analizarlas estación por estación.



Otoño (12 noviembre – 29 diciembre)

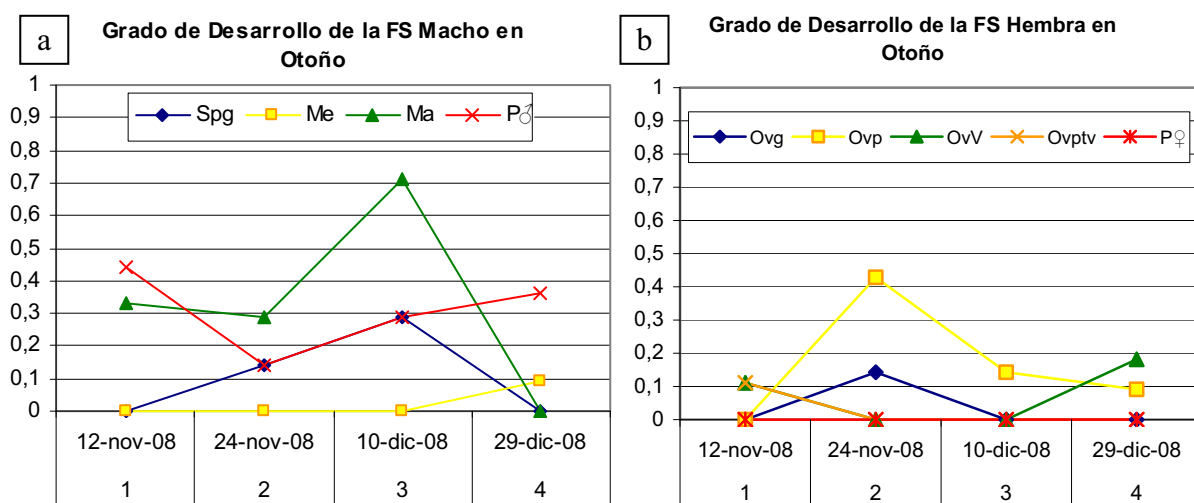


Fig. 8.10. Grado de desarrollo de las fases sexuales macho (a) y hembra (b) funcionales en otoño de la población 07 (1 año de edad).

En el primer muestreo, las **fases sexuales macho** (Fig. 8.10a) estaban en maduración y puesta. Las puestas macho se extienden en el tiempo, los maduros se acumulan y pasan a puesta. Surgen espermatogonias y se acumulan, pasando lentamente a meiosis. Las meiosis pasan a una velocidad media a maduros y estos a puesta.

Respecto a la **fase sexual hembra** (Fig. 8.10b), hay acumulación de ovogonias y ovocitos previtelogénicos que pasan lentamente a vitelogénicos. En el primer muestreo hay postvitelogénicos que no se vuelven a observar, puede ser que hubiera puesta y que esta no se detectara en los posteriores muestreos, o que no sean visibles.

Ambas fases sexuales están ligeramente ralentizadas, la macho llega a puesta, mientras que la hembra no, o por lo menos en un porcentaje lo suficientemente significativo como para reflejarse en los muestreos.

Invierno (13 enero – 9 marzo)

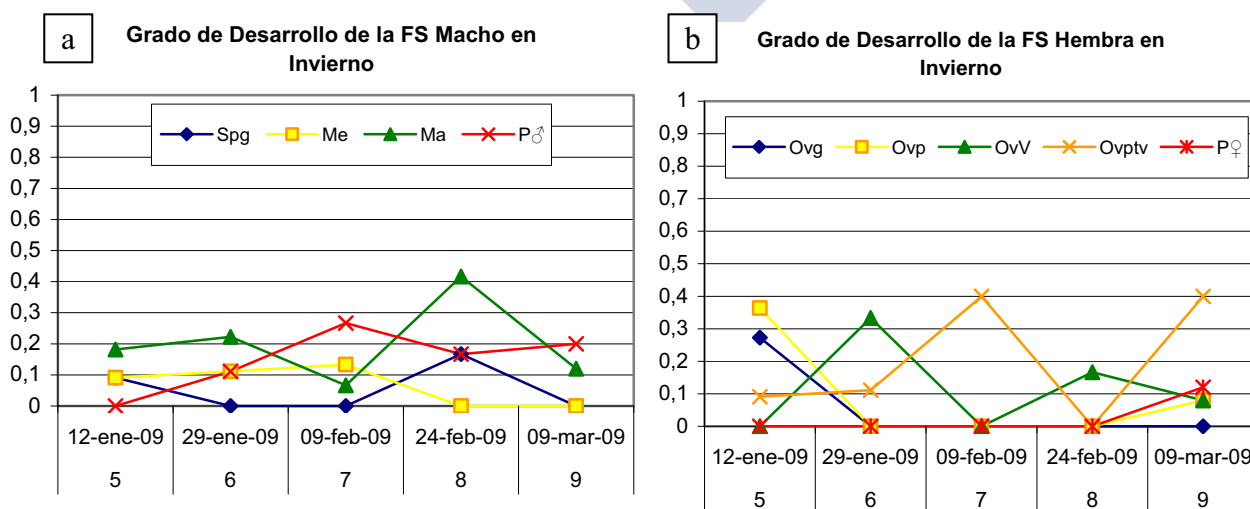


Fig. 8.11. Grado de desarrollo de las fases sexuales macho (a) y hembra (b) funcionales en invierno de la población 07 (1 año de edad).

En la **fase macho** (Fig. 8.11a) surgen espermatogonias que se mantienen, las meiosis de la estación anterior (Fig. 8.10a) se mantienen en el tiempo, al igual que la maduración, que pasa lentamente a puesta, la cual se extiende en el tiempo.

La **fase sexual hembra** (Fig. 8.11a) se hace más visible porque la fase macho está ralentizada. Hay una acumulación de ovogonias que pasan a meiosis, que también se acumulan, al igual que los ovocitos vitelogénicos y los postvitelogénicos. El 24 de febrero hay puesta hembra.

Ambas fases sexuales están ralentizadas. Hay puestas macho durante todo el invierno, aunque son las mismas que se extienden en el tiempo. Aunque hay ovocitos postvitelogénicos desde el inicio del invierno, no hay puestas hasta el final de este.

Primavera (24 marzo – 28 junio)

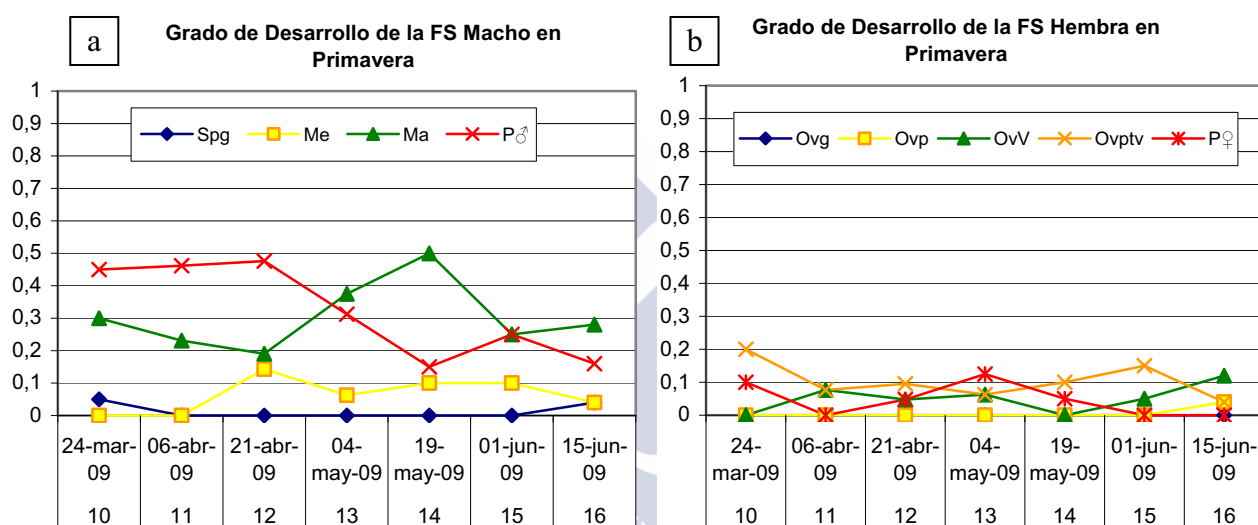


Fig. 8.12. Grado de desarrollo de las fases sexuales macho (a) y hembra (b) funcionales en primavera de la población 07 (1 año de edad).

En la **fase macho** (Fig. 8.12a), las espermatogonias casi no se observan, ya que pasan rápidamente a meiosis, a maduración y a puesta. Inicialmente la maduración se acumula ligeramente y las puestas se extienden en el tiempo, este efecto se va perdiendo a medida que avanza la primavera.

La **fase hembra funcional** (Fig. 8.12b) pasa progresivamente de madura a puesta, de manera que, durante toda la primavera hay puestas procedentes de las hembras inicialmente maduras. La vitelogénesis se mantiene y pasa lentamente a postvitelogénesis al final de la primavera. No se observan ovogonias ni previtelogénicos, que pasan rápidamente a vitelogénicos.

Ambas fases sexuales están aceleradas, y este efecto se hace mayor cuanto más avanza la estación. La maduración de la fase macho, al inicio de la primavera es más lenta y va adquiriendo mayor velocidad. Hay puesta, tanto macho como hembra, durante toda la primavera.

Verano (14 julio – 22 septiembre)

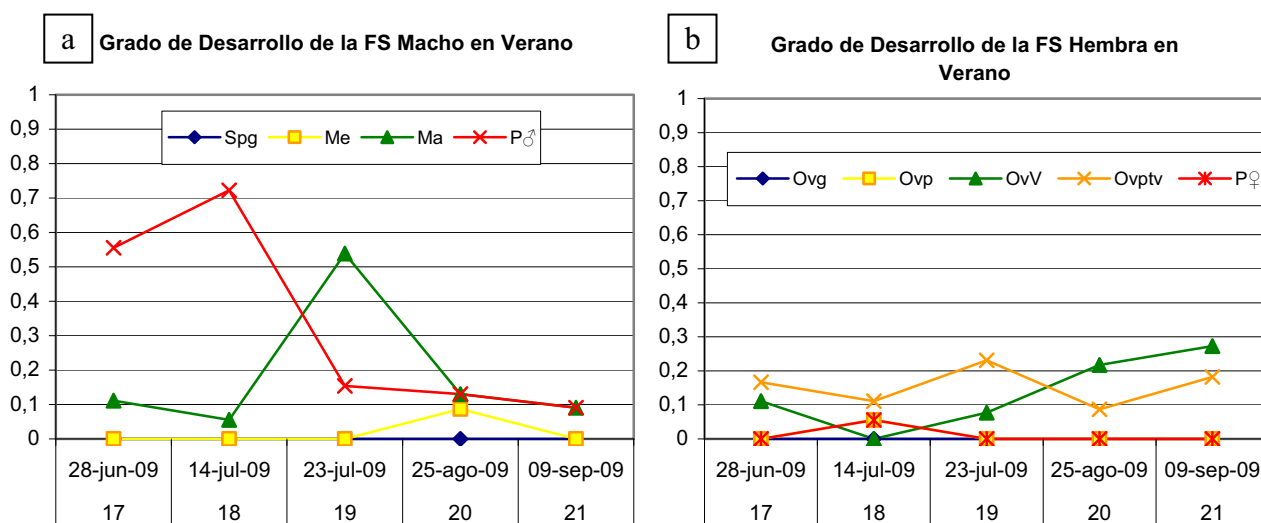


Fig. 8.13. Grado de desarrollo de las fases sexuales macho (a) y hembra (b) funcionales en verano de la población 07 (2 años de edad).

En la **fase macho** (Fig. 8.13a) hay un incremento de la maduración sin que se observen meiosis; esto indica que estas son muy rápidas. Sin embargo, en la segunda mitad de julio y en agosto, el desarrollo se ralentiza, la maduración se acumula sin que aparezcan puestas nuevas.

Al igual que la macho, la **fase hembra** (Fig. 8.13b), inicialmente tiene su desarrollo acelerado, sin embargo, en el mismo momento que la macho, el desarrollo se ralentiza y la hembra se hace más visible por reducción de desarrollo del macho, pero no avanza en desarrollo.

Ambas fases sexuales están aceleradas en su desarrollo, sin embargo, a mediados de julio y agosto, este desarrollo se ralentiza e incluso, se detiene.

Otoño (5 octubre- 1 diciembre)

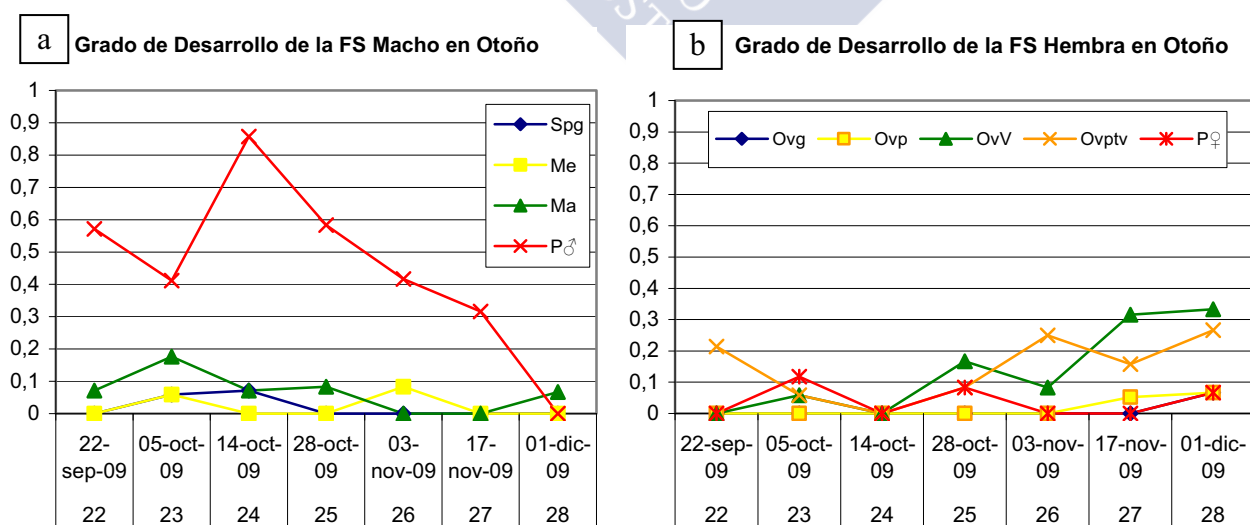


Fig. 8.14. Grado de desarrollo de las fases sexuales macho (a) y hembra (b) funcionales en otoño de la población 07 (2 años de edad).

A inicios del otoño, los individuos con **fase sexual macho** (Fig. 8.14a), que a finales de verano estaban en maduración, ponen. Estas puestas se extienden ligeramente en el tiempo. Surgen espermatogonias y meiosis que pasan lentamente a maduración y estas a puestas.

La **fase sexual hembra** (Fig. 8.14b) pierde la visibilidad que adquiriera a finales de verano. Las hembras, maduras en verano, ponen a principios de otoño, y las que están en vitelogénesis pasan lentamente a maduras y ponen.

Ambas fases sexuales están ligeramente ralentizadas, pero hay puestas de las dos.

Invierno (28 de diciembre – 12 enero)

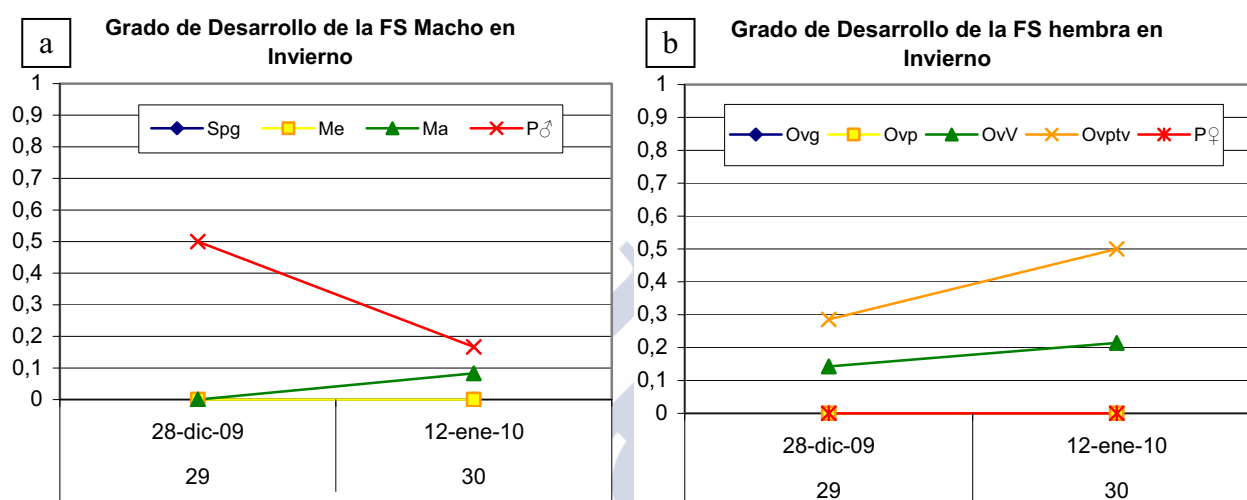


Fig. 8.15. Grado de desarrollo de las fases sexuales macho (a) y hembra (b) funcionales en invierno de la población 07 (2 años de edad).

La mayoría de los **machos funcionales** (Fig. 8.15a) están en puesta, pero estas puestas son progresivas y se extienden en el tiempo. No se aprecian series gametogénicas iniciales.

La **fase sexual hembra** (Fig. 8.15b) se hace más visible porque está en vitelogénesis y postvitelogénesis. No surgen nuevas series gametogénicas hembra. Los vitelogénicos pasan lentamente a maduros donde se acumulan. No hay puestas hembra.

Ambas fases están ralentizadas, aunque hay puesta macho.

8.1.2.1 Resumen de los resultados de la evolución de las fases sexuales funcionales de la población 07 en el medio natural

Estaciones	Macho		Hembra		Puesta macho		Puesta hembra	
Otoño	~-		~-		~		~	
Invierno	-		-		~-		-	
Primavera	~+		~+		+		+	
Verano	+	0	+	0	+	0	+	0
Otoño	~-		~-		~		~	
Invierno	-		-		~-		-	

Fig. 8.16. Tabla resumen de la estacionalidad de las fases sexuales en la población 07 (1 año de edad) en el medio natural. -: fase ralentizada; +: fase acelerada; ~: Velocidad de desarrollo de la fase moderada; ~-: fase moderadamente ralentizada; ~+: fase moderadamente acelerada; 0: sin desarrollo gametogénico.

Estacionalidad de la población 07 (Fig. 8.16):

- En **otoño** las fases sexuales están más o menos ralentizados.
- En **invierno** las fases sexuales están ralentizadas y las puestas hembra inhibidas.
- En **primavera, y principios de verano**, ambas fases están ligeramente aceleradas.
- En **verano** se produce un frenado en el desarrollo gametogénico a finales de julio y agosto.

8.1.3 Población Junio 09

El estudio se inició el 14 de octubre del 2009, en este momento la mayoría de las ostras eran indeterminadas, es decir, aún no iniciaran su desarrollo gametogénico.

Como el periodo de estudio de esta población es corto, se expondrán únicamente las gráficas de la evolución general.

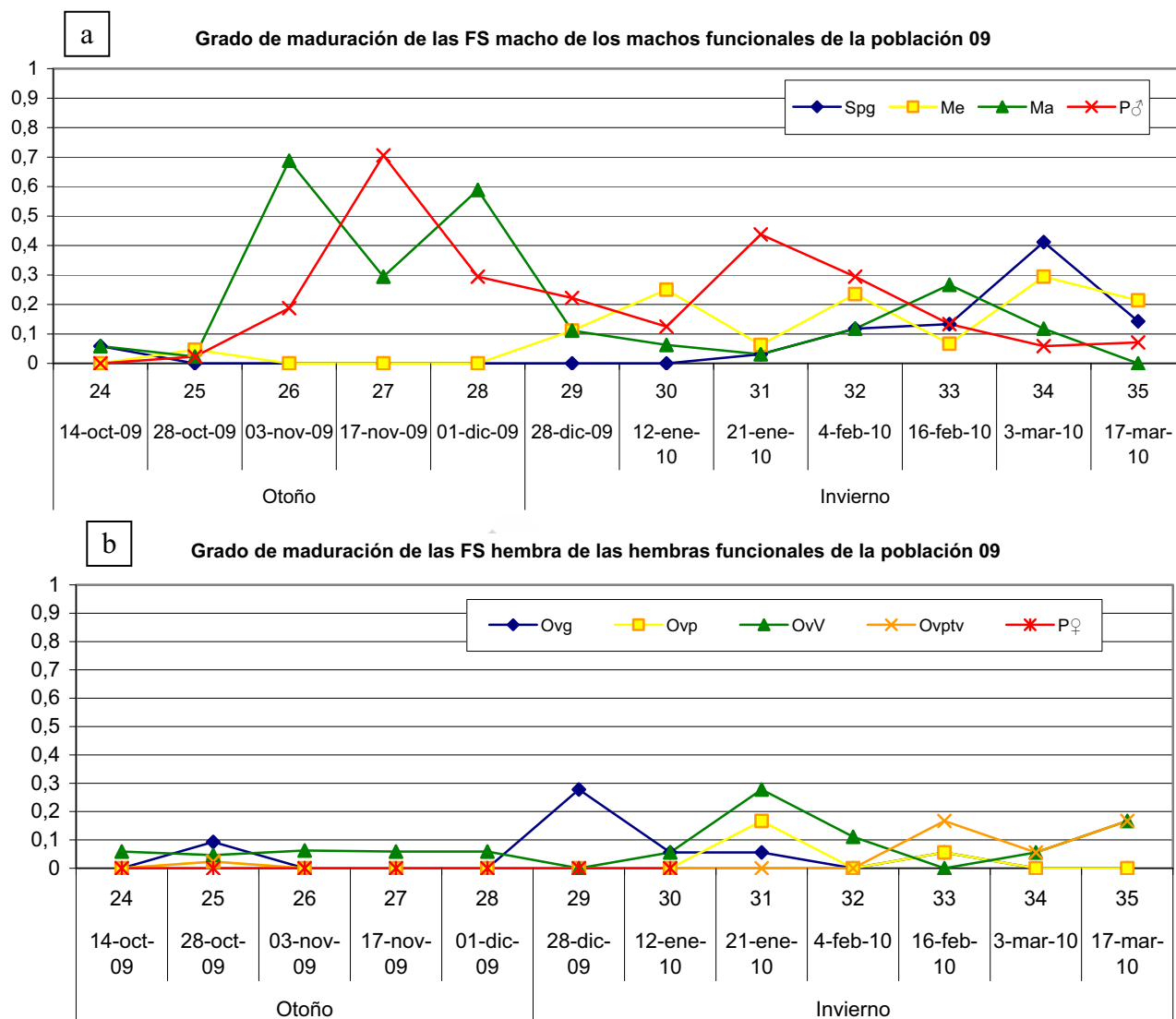


Fig. 8.17. Evolución del grado de desarrollo de las fases sexuales macho (a) y hembra (b) funcionales de la clase poblacional 09 (0 años). Spg: Espermatogonia; Me: Meiosis; Ma: Maduración; P: Puesta; Ovg: Ovogonia; Ovp: Ovocito previtelogénico; OvV: Ovocito vitelogénico; Ovptv: Ovocito postvitelogénico.

Otoño (14 octubre- 28 diciembre)

Partimos de individuos mayoritariamente sin desarrollo gametogénico, la **fase macho** (Fig. 8.17a), en su mayor parte, se encuentra sin desarrollar, con una pequeña porción con espermatogonias y otra con maduros. Relativamente rápido surge un pico de maduros que pasan relativamente rápido a puesta y vuelve a surgir otro pico de maduros sin que se observen meiosis.

La **fase hembra** (Fig. 8.17b), inicialmente está en vitelogénesis y se mantiene así durante toda la estación. Surgen ovogonias que se acumulan.

La **fase macho** está ligeramente estimulada, mientras que la hembra está ralentizada.

Invierno (12 enero – 17 marzo)

En la **fase macho** (Fig. 8.17a), la meiosis se ralentiza, pasa lentamente a maduración y de ahí lentamente a puesta, que se alargan en el tiempo. Las espermatogonias se acumulan.

Con la ralentización de la fase macho, la **fase hembra** (Fig. 8.17b) se hace más visible. Las ovogonias se acumulan y pasan lentamente a meiosis. Las vitelogénesis maduran lentamente sin que haya puesta.

Ambas fases están ralentizadas.

8.1.3.1 Resumen de los resultados de la evolución de las fases sexuales funcionales de la población 09 en el medio natural

Estaciones	Macho	Hembra	Puestas Macho	Puestas Hembra
Otoño	~+	~-	~+	-
Invierno	-	-	~-	-

Fig. 8.18. Tabla resumen de la estacionalidad de las fases sexuales en la población 09 (0 años) en el medio natural. -: fase ralentizada; +: fase acelerada; ~: Velocidad de desarrollo de la fase moderada; ~-: fase moderadamente ralentizada; ~+: fase moderadamente acelerada; 0: sin desarrollo gametogénico.

Estacionalidad de la población 08 (Fig. 8.18):

- En **otoño** la fase sexual hembra está más o menos ralentizadas, mientras que la macho está ligeramente estimulada. Las puestas hembras están inhibidas.
- En **invierno** las fases sexuales están ralentizadas y las puestas hembra inhibidas.

8.1.4 Resumen general de la estacionalidad de las Fases Sexuales

	Otoño	Invierno	Primavera	Verano	
				Junio-Julio	Julio-Agosto
Puestas macho					
Puestas hembra					
Velocidad de desarrollo de las FS	~	-	~+	+	0

Fig. 8.19. Tabla resumen de la estacionalidad de las fases sexuales funcionales, independientemente de la edad. Color rosa: presencia de puestas hembra; Color azul: presencia de puestas macho; Color blanco: ausencia de puestas; ~: Velocidad de desarrollo de la fase moderada; -: fase ralentizada; ~+: fase moderadamente acelerada; +: fase acelerada; 0: sin desarrollo gametogénico.

8.2. Sexo funcional y clases sexuales

Según Cole (1942), en *O. edulis*, las **clases sexuales** presentan una gran **estacionalidad**, de modo que de junio-julio de un año a mayo del siguiente, predominan los Indeterminados o los Intersexuales macho inmaduros en junio-julio, en agosto los Intersexuales macho maduros, en septiembre los Intersexuales hembra y unos pocos Intersexuales macho y Reposo-restauración, en octubre Reposo-restauración. Al año siguiente, habría más hembras, y en mayo predominarían los Intersexuales macho- hembra e Intersexuales hembra.

A su vez, Cole, en el mismo trabajo, indica una **relación** entre el **sexo** y la **edad**. Esto mismo sugiere Saavedra (2002) para *O. chilensis*, la cual, el primer año se desarrolla como macho, y al año siguiente lo hace como hembra. *Pinctada margaritifera*, al final del primer año pone sólo como macho puro, no hay fase sexual hembra en desarrollo (Pouvreau et al, 2000b).

En este apartado se estudiará la estacionalidad de la funcionalidad sexual (sexo), de las clases sexuales, y el efecto de la edad sobre esta estacionalidad.

En este caso se expondrá gráficamente la evolución de la **funcionalidad** y las **clases sexuales** a lo largo del periodo de estudio. El análisis estacional se hace a partir de estas gráficas, ya que se visualiza mejor en conjunto que aislado estación por estación.

Como ya se indicó, la funcionalidad macho o sexo macho indica que ese individuo, en el momento de observación tiene una fase sexual macho funcional, y que por lo tanto se espera que la siguiente puesta sea macho. Por otro lado, la funcionalidad hembra implica una fase sexual hembra funcional, esperándose que la siguiente una puesta hembra. Hay que recordar que un sexo funcional puede dejar de serlo, sin llegar a puesta, debido a un “adelantamiento” de la fase sexual no funcional, lo que se refleja en la evolución de las clases sexuales.

De esta manera en las funcionalidades sexuales macho y hembra se engloban las siguientes clases sexuales:

Funcionalidad macho o sexo macho:

- ♂ (Macho puro): Únicamente hay una fase sexual macho en desarrollo, estando la hembra silente.
- IS♂ (Intersexual macho): Se está desarrollando una fase sexual macho y una fase sexual hembra, teniendo un mayor grado de desarrollo la macho, que es la funcional.
- CFS♂→♀ (Cambio de Fase Sexual de macho a hembra): Se observa una fase macho en puesta y fase hembra menos desarrollada.

Funcionalidad hembra o sexo hembra:

- ♀ (Hembra pura): La única fase sexual en desarrollo es la hembra.
- IS♀ (Intersexual hembra): Hay una fase sexual hembra con mayor grado de desarrollo y una fase macho con menor desarrollo.
- CFS♀→♂ (Cambio de Fase Sexual de hembra a macho): La fase hembra está en puesta y surge una fase macho.

Además, en las gráficas de las funcionalidades sexuales de las distintas clases de edad se representa la Intersexualidad macho-hembra (IS♂♀), donde las dos fases sexuales tienen el mismo grado de desarrollo en el momento de observación, los Indeterminados (I) y los Reposo-Restauración (RR), en los que no hay ninguna fase en desarrollo, ya sea porque el animal sea inmaduro (I) o porque llegó al final de su ciclo reproductor (RR). De este modo se recoge la totalidad de la población y se plasman los momentos de inactividad gametogénica.

8.2.1 Población Junio 08

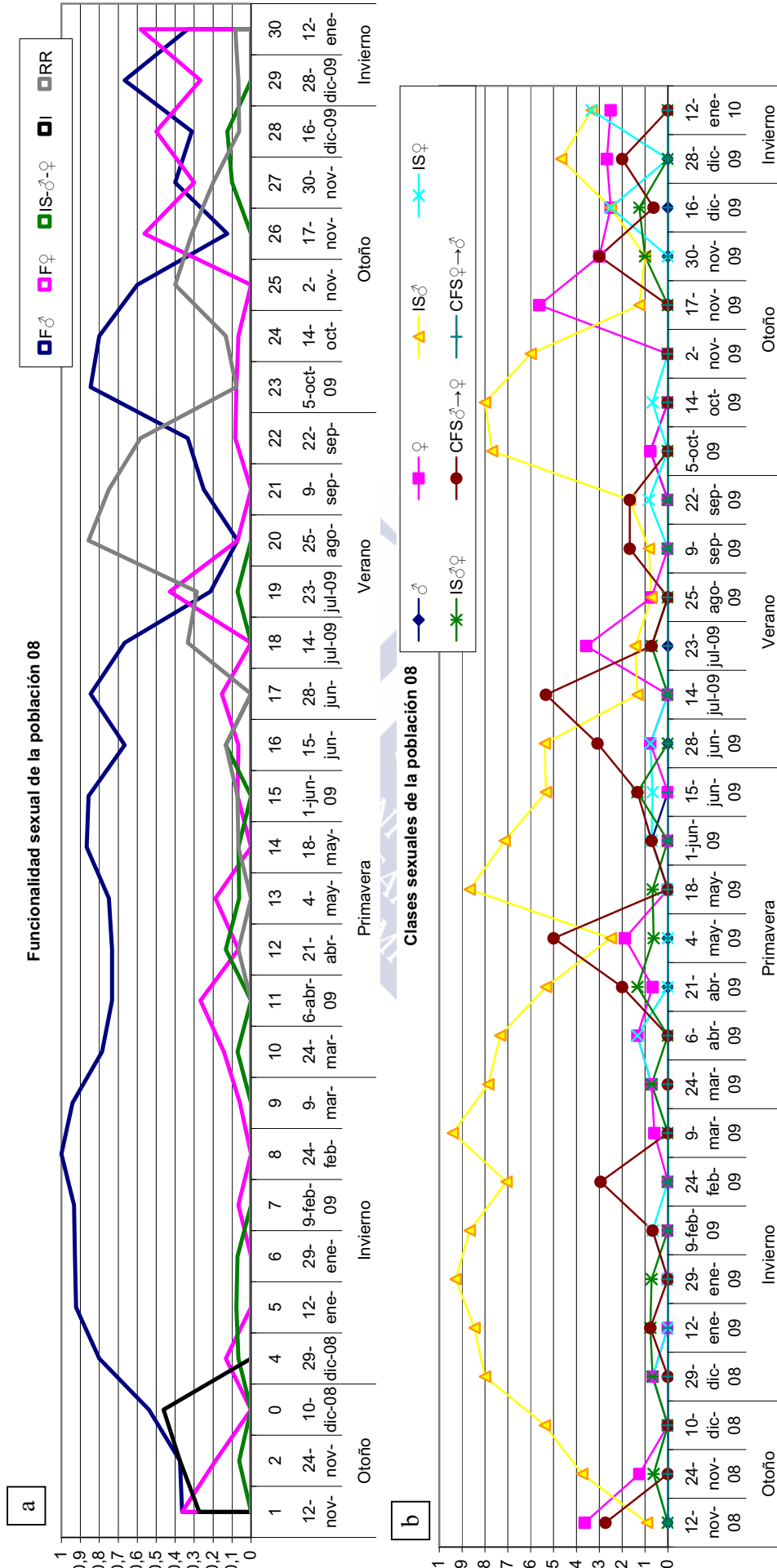


Fig. 8.20. a. Evolución del sexo (funcionalidad sexual) de la población 08 a lo largo del experimento. b. Evolución de las clases sexuales de la población 08 a lo largo del experimento. F♂: Funcionalidad sexual macho; F♀: Funcionalidad sexual hembra; IS♂: Clase sexual Intersexual macho; IS♀: Clase sexual Intersexual hembra; I: Indeterminado; RR: Clase sexual macho puro; ♀: Clase sexual hembra pura; IS♂: Clase sexual Intersexual macho; IS♀: Clase sexual Intersexual hembra; CFS♂→♀: Clase sexual Cambio de fase sexual de macho a hembra; CFS♀→♂: Clase sexual Cambio de fase sexual de hembra a macho.

Otoño (12 Noviembre – 29 Diciembre)

Al inicio del experimento hay un alto porcentaje (aproximadamente un tercio de la población) de Indeterminados, animales que aún no han desarrollado su primera gónada. Los otros dos tercios presentan desarrollo y están divididos, casi equitativamente, entre machos y hembras funcionales (Fig. 8.20.a).

En otoño, los indeterminados se mantienen, es decir, no inician su desarrollo, la funcionalidad hembra se reduce progresivamente en favor de la macho, que se incrementa, y surge un pico de intersexuales macho-hembra (Fig. 8.20a).

Si estudiamos las clases sexuales que contienen esas funcionalidades vemos que en la funcionalidad macho, predominan los Cambios de fase sexual de macho a hembra, es decir, machos en puesta que van a generar hembras puras. Mientras que la funcionalidad hembra está compuesta exclusivamente por Hembras puras (Fig. 8.20.b).

En teoría la clase sexual Cambios de fase sexual de macho a hembra, del primer muestreo, incrementaría las Hembras puras de los siguientes muestreos, sin embargo, esta clase sexual(♀) se reduce hasta desaparecer a finales de otoño. En su lugar aparece un pico de Intersexuales macho-hembra y se incrementa el porcentaje de Intersexuales macho, hasta ser la única clase sexual a final del otoño, junto con los Indeterminados (Fig. 8.20.b).

Esta composición y evolución de las clases sexuales, es un ejemplo del modelo de evolución de las clases sexuales (Fig. 6.21), y se puede explicar con la evolución del grado de desarrollo de las fases sexuales de cada clase sexual (Fig. 8.21)

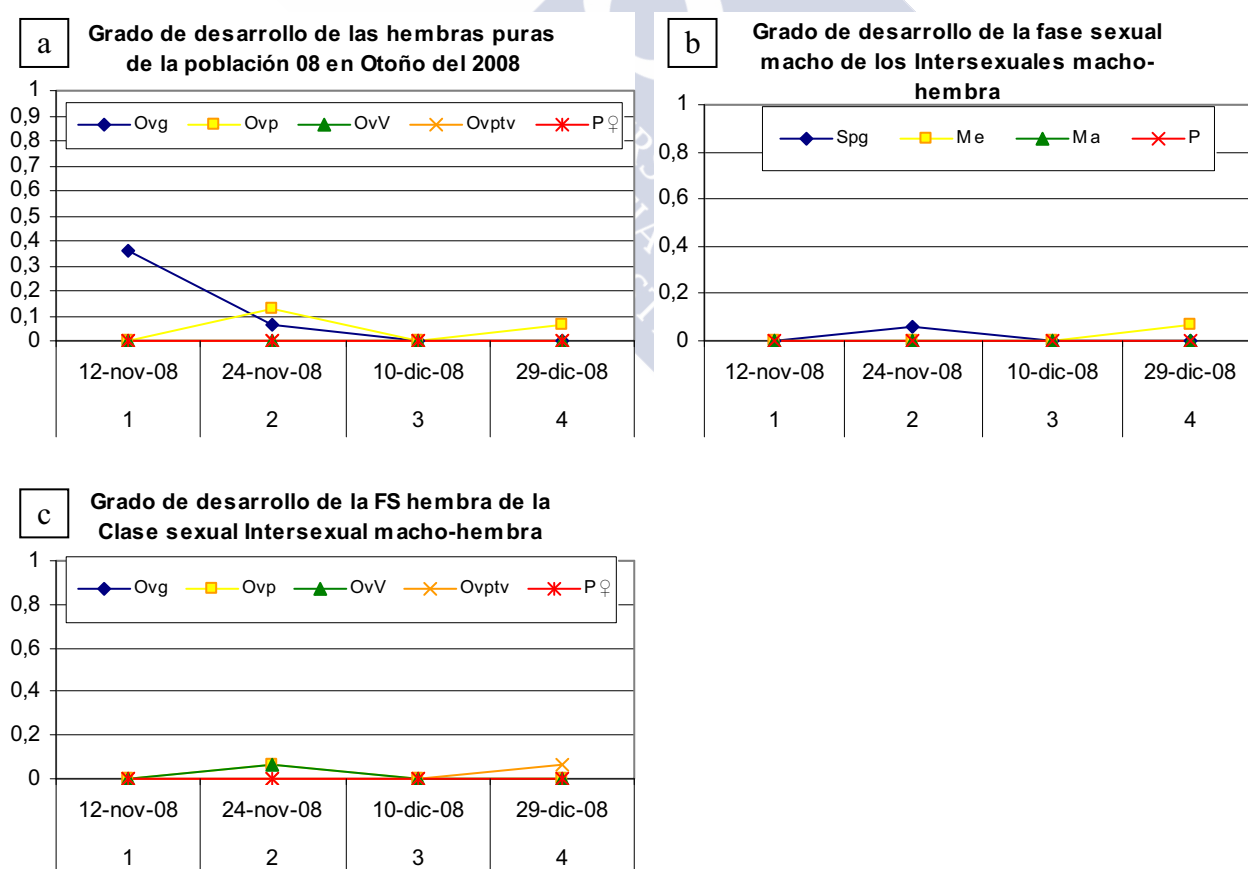


Fig. 8.21. a. Grado de desarrollo de las fases sexuales hembra de las Hembras puras de la clase poblacional 08 durante el otoño. b. Grado de desarrollo de las fases sexuales macho de los Intersexuales macho-hembra. c. Grado de desarrollo de las fases sexuales hembra de los Intersexuales macho-hembra

Como se vio en el apartado 8.1.1, en otoño ambas fases sexuales están ligeramente ralentizadas. Las Hembras puras que surgen de los Cambios de Fase sexual de macho a hembra tienen un grado de desarrollo muy bajo y evolucionan lentamente (Fig. 8.21.a). La nueva fase macho surge lentamente y alcanza a la hembra, apareciendo los Intersexuales macho-hembra (Fig. 8.21.b y c). Sin embargo, la fase sexual hembra, en otoño tiene un desarrollo más lento que la macho (Fig. 8.8), con lo que la fase macho adelanta a la hembra, generando Intersexuales macho, y por lo tanto funcionalidad macho.

Con las puestas macho, vuelven a incrementarse las Hembras puras.

Invierno (29 Diciembre – 9 de Marzo)

Al inicio del invierno todos los individuos están en desarrollo, no hay Indefinidos; predomina claramente la funcionalidad macho, con pequeños picos de funcionalidad hembra y de Intersexual macho-hembra (Fig. 8.20.a).

Si continuamos la evolución de las clases sexuales (Fig. 8.20.b) vemos que con las puestas macho de los Intersexuales macho a finales de otoño (Fig. 8.1.a) surgen de nuevo las Hembras puras, la fase macho se desarrolla muy lentamente y la alcanza, apareciendo los Intersexuales macho-hembra; sin embargo, la fase macho está más ralentizada en invierno, con lo que tarda más en sobrepasar a la hembra (Fig. 8.22) con lo que el pico de Intersexuales macho se mantiene en el tiempo.

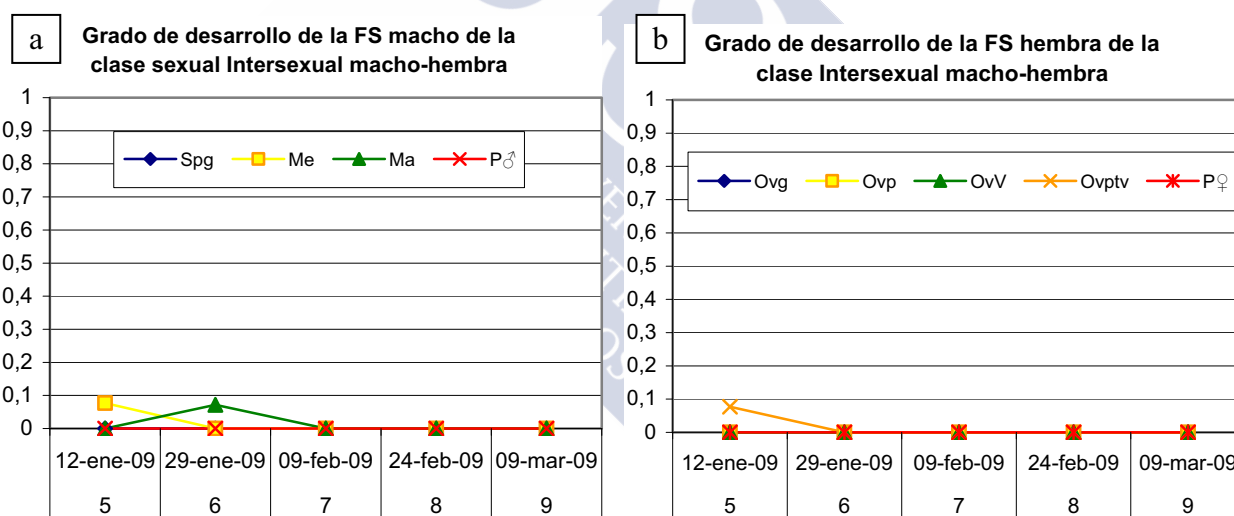


Fig. 8.22. a. Grado de desarrollo de las fases sexuales macho de los Intersexuales macho-hembra de la población 08 durante el invierno. b. Grado de desarrollo de las fases sexuales hembra de los Intersexuales macho-hembra de la población 08 durante el invierno.

Debido también al lento desarrollo de la fase macho, cuando los Intersexuales macho llegan a la madurez y ponen, como machos (Fig. 8.3.a), pasan a Cambio de fase sexual de macho a hembra, ya que no se observa una nueva fase macho en desarrollo, y cuando terminan de poner surgen las Hembras puras. A su vez, en las Hembras puras surge una nueva fase macho de muy lento desarrollo, lo que genera Intersexuales hembra (flecha negra Fig. 8.23.b), los cuales pasan a Intersexual macho cuando la fase macho la sobrepasa a la hembra.

Es decir, sigue el mismo esquema de evolución de clases sexuales que en otoño (Fig. 6.21), pero más ralentizado.

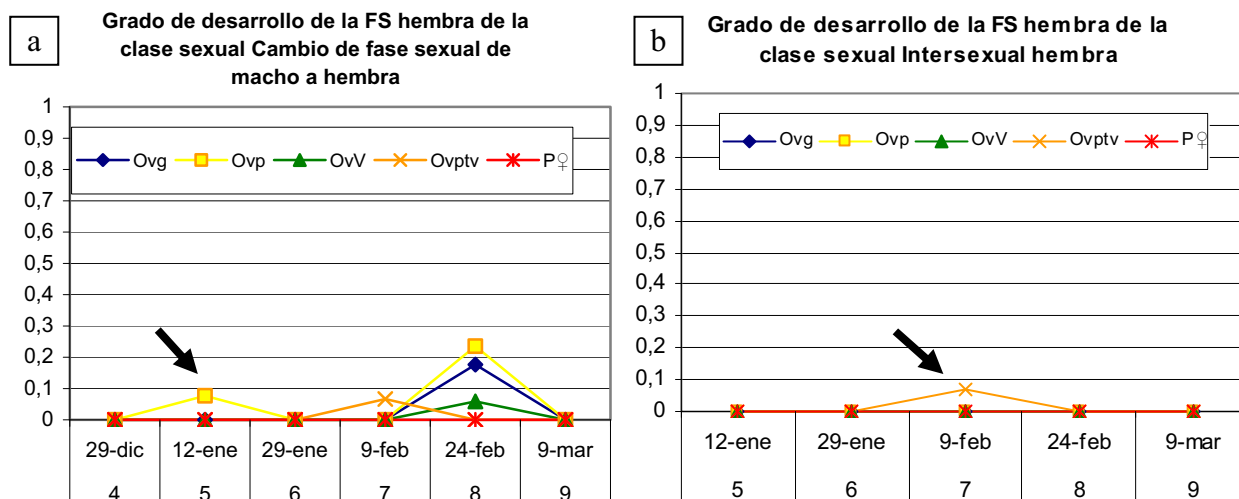


Fig. 8.23. a. Grado de desarrollo de las fases sexuales de la clase sexual Cambio de fase sexual de macho a hembra de la población 08 durante el invierno. b. Grado de desarrollo de las fases sexuales hembra de los Intersexuales hembra de la población 08 durante el invierno. La fase sexual hembra inmadura que surge con los cambios de fase sexual macho a hembra (flecha negra, gráfico a) alcanzan la madurez como Intersexuales hembra (flecha negra, gráfico b).

Primavera (24 marzo – 28 junio)

Continúa predominando la funcionalidad macho, pero con mayor presencia de la hembra y de los Intersexuales macho-hembra. También aparecen pequeños porcentajes de animales con inactividad gametogénica, es decir, que después de la puesta no inician inmediatamente el desarrollo de una nueva fase sexual (Fig. 8.20.a)

Las Hembras puras que surgen de los Cambios a finales del invierno están ralentizadas intrínsecamente, con lo que sólo un pequeño porcentaje llega a madurez y puesta. Este porcentaje es tan pequeño que en los muestreos recibidos en Santiago no se observó puesta, sin embargo en las de Co-ruña si se observó una ostra larvada.

En la primavera, el porcentaje de puestas macho es mayor, aunque la aparición de nuevas series macho sigue siendo lento. Durante las puestas macho, la clase sexual predominante en la funcionalidad macho es el Cambio de fase sexual de macho a hembra, de la cual surgirán Hembras puras, sin embargo, estas están ralentizadas, con lo que la fase macho surge (intersexuales hembra), alcanzan (Intersexual macho hembra) y supera (Intersexual macho) a la fase hembra antes de que la hembra ponga. Continúa con el mismo esquema de evolución de clases sexuales del otoño y el invierno (Fig. 6.21).

Sin embargo, hay un pequeño porcentaje de hembras funcionales que llegan a la madurez y puesta (Fig. 6.20).

La madurez de la fase hembra es lenta, ya que desde que pasa a ser funcional desde el cambio de fase sexual (flecha negra Fig. 8.24.a) hasta la puesta pasan 60 días (flecha negra Fig. 8.24.b).

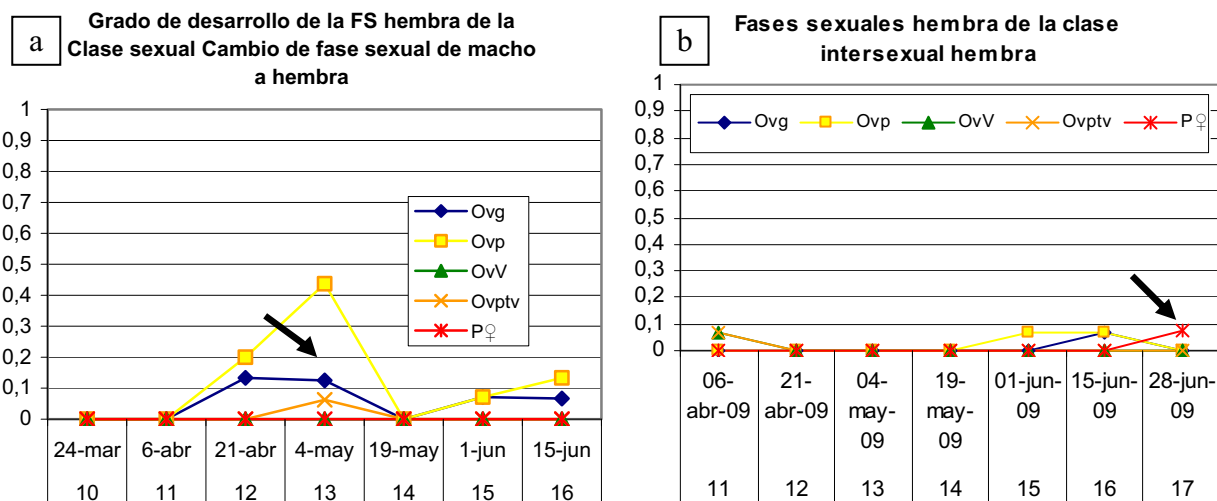


Fig. 8.24. a. Grado de desarrollo de las fases sexuales hembra de la clase sexual Cambio de fase sexual de macho a hembra de la población 08 durante la primavera. b. Grado de desarrollo de las fases sexuales hembra de los Intersexuales hembra de la población 08 durante la primavera.

Verano (28 junio – 22 Septiembre)

Al principio del verano predomina la funcionalidad macho, pero progresivamente se incrementa el porcentaje de individuos en Reposo-Restauración, llegando al máximo en el muestreo del 25 de agosto, para luego descender lentamente a finales del verano. También se observa un importante pico de funcionalidad hembra a mediados de verano (Fig. 8.20.a).

Inicialmente predominan los Intersexuales macho; sin embargo, con las puestas macho (Fig. 8.5.a) surgen los Cambio de fase sexual de macho a hembra seguidos de un gran pico de Hembras puras. La fase hembra está ralentizada intrínsecamente, con lo que sea funcional o no, está, mayoritariamente inmadura, y con la puesta macho, lo que ocurre es que se hace visible (Fig. 8.25.a, b y c).

En el período de julio-agosto, la disponibilidad de alimento está limitada, con lo que el desarrollo gametogénico se ve ralentizado, tanto en su inicio como en su desarrollo. Un alto porcentaje de individuos detienen su desarrollo gametogénico, ya sea totalmente, entrando en Reposo, o parcialmente, ralentizando su desarrollo. En septiembre vuelve a haber disponibilidad de alimento y se retoma la gametogénesis, la fase macho madura pone, y las nuevas series gametogénicas macho se desarrollan (Intersexual hembra) y adelantan a la hembra (Intersexuales macho) (Fig. 8.25.d).

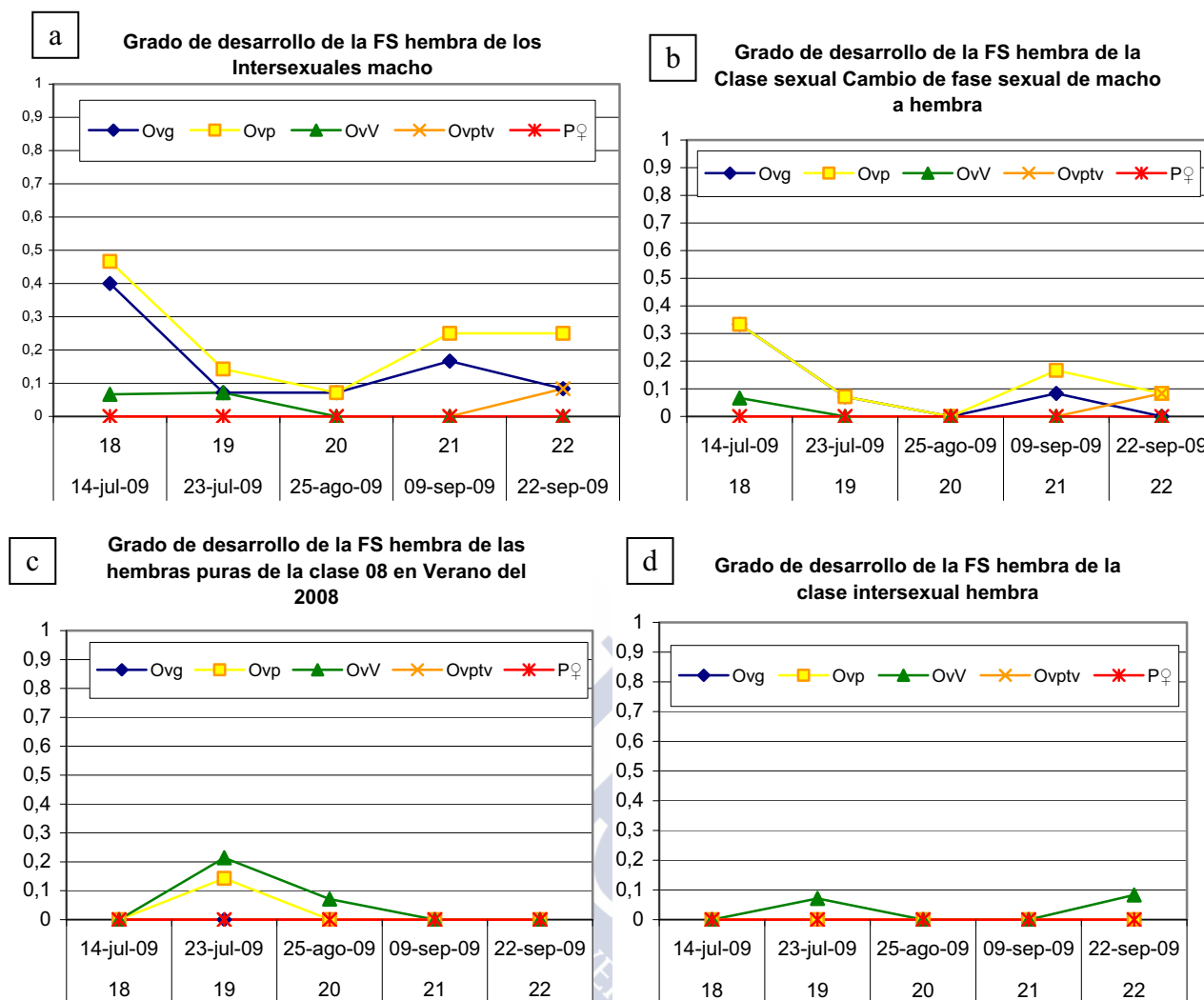


Fig. 8.25. a. Grado de desarrollo de las fases sexuales hembra de los Intersexuales macho de la población 08 durante el verano. b. Grado de desarrollo de las fases sexuales hembra de la clase sexual Cambio de fase sexual de la población 08 durante el verano. c. Grado de desarrollo de las fases sexuales hembra de las Hembras puras de la población 08 durante el verano. d. Grado de desarrollo de las fases sexuales hembra de los Intersexuales hembra durante el verano.

Otoño (5 Octubre – 16 Diciembre)

Vuelve a predominar la funcionalidad macho, igualándose con la hembra a finales de otoño. A mediados de la estación vuelve a incrementarse el porcentaje de individuos en Reposo-restauración (Fig. 8.20.a)

La totalidad de la funcionalidad macho, a principios de otoño corresponde a la clase sexual Intersexual macho (Fig. 8.20.b); con las puestas macho (Fig. 8.6.a), vuelve a ser funcional la hembra, representada por Hembras puras, ya que el desarrollo de nuevas series macho está ralentizado. Cuando la fase macho surge alcanza a la hembra, apareciendo los Intersexuales macho-hembra y la sobrepasa, incrementándose de nuevo los Intersexuales macho. Al final de la estación la aparición de nuevas fases sexuales está cada vez más ralentizada, así que vuelven a predominar los Cambios de fase sexual de macho a hembra frente a los Intersexuales macho, y la fase hembra se hace más visible (Fig. 8.20.b).

La fase hembra va madurando progresivamente, aunque sea como fase no funcional (Fig. 8.26.a), haciéndose visible con las puestas macho (Fig. 8.26.b)



Fig. 8.26. a. Grado de desarrollo de las fases sexuales hembra de los Intersexuales macho de la población 08 durante el otoño. b. Grado de desarrollo de las fases sexuales hembra de las Hembras puras de la población 08 durante el otoño. c. Grado de desarrollo de las fases sexuales hembra de los intersexuales hembra de la población 08 durante el otoño.

Con las puestas macho, las hembras se hacen más visibles, ya que el desarrollo de nuevas series macho está ralentizado. A continuación de los cambios sexuales de macho a hembra y de las hembras puras hay un pico de Intersexuales macho- hembra, debido a que la nueva fase sexual macho se desarrolla y alcanza a la hembra.

Invierno (28 Diciembre – 12 Enero)

Aparentemente se alternan las funcionalidades macho, primero y hembra después (Fig. 8.20.a); sin embargo es simplemente que la fase hembra se hace visible con las puestas macho (Fig. 8.7)

La nueva fase sexual macho está muy ralentizada, así que la puesta macho la realiza la clase sexual Cambio de fase sexual de macho a hembra. A final de esta puesta macho la fase hembra se hace visible como Hembra pura, esta se mantiene en el tiempo, y al fin surge la nueva fase sexual macho que se desarrolla lentamente, apareciendo los Intersexuales hembra (Fig. 8.20.b y Fig. 6.21).

8.2.1.1 Resumen de los resultados de la evolución de las funcionalidades sexuales y las clases sexuales de la población 08 en el medio natural

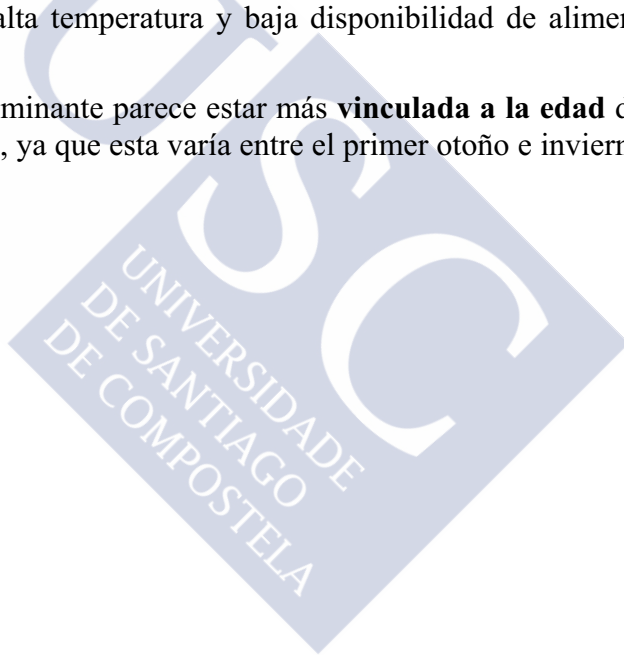
Meses	Sexo funcional predominante	Clases sexuales		Nuevas SG ♂	Puestas	
		Predominantes	Presentes		♂	♀
Otoño	Equilibrados / Macho	CFS♂→♀ , ♀/ IS♂	IS♂♀	-	~-	-
Invierno	Macho	IS♂	CFS♂→♀	-	~- / +	- / +
Primavera	Macho	CFS♂→♀ IS♂	♀ IS♂♀ IS♀	~-	+	+
Verano	Macho/Hembra / RR	CFS♂→♀ ♀	IS♂	+ / -	+ / -	+ / -
Otoño	Macho / Alternos macho y hembra	IS♂/ ♀	CFS♂→♀ IS♂♀ IS♀	-	~+	-
Invierno	Alternos	CFS♂→♀ ♀ IS♂	IS♂♀ IS♀	-	~-	-

Fig. 8.27. Tabla resumen de la estacionalidad del sexo funcional y las clases sexuales de la población 08 en el medio natural. En la primera columna, cuando se ponen varias funcionalidades, indica que estas varían a lo largo de estación. RR: Reposo-Restauración; ♀: Clase sexual hembra pura; IS♂: Clase sexual Intersexual macho; IS♂♀: Clase sexual Intersexual macho hembra; CFS♂→♀: Clase sexual Cambio de fase sexual de macho a hembra; SG: Series Gametogénicas; -: ralentizada; +: favorecida; ~: moderada; ~-: moderadamente ralentizada; ~+: moderadamente favorecida.

Estacionalidad de la población 08 (Fig. 8.27):

- Si comparamos el primer otoño e invierno (**0 años**) con el segundo (**1 año**) vemos que en el primero predomina la funcionalidad **macho**, mientras que el segundo las dos funcionalidades se **alternan** (Fig. 8.20.a).

- Los **Cambios de Fase sexual de macho a hembra**, con la puesta de la fase macho, hacen **visible** la fase sexual **hembra** no funcional que estaba madurando en la clase sexual Intersexual macho (Fig. 8.20.b).
- Los Cambios de Fase sexual de macho a hembra hacen visible una **fase hembra** predominantemente **inmadura**, con edad de **0 años** (Fig. 8.25.b y c).
- Los Cambios de Fase sexual de macho a hembra no siempre conllevan **puestas hembra**, y cuando se producen es en un porcentaje muy bajo y tiempo después de producirse el cambio de fase.
- Cuando el desarrollo de nuevas series gametogénicas macho está ralentizado, en cualquier grado, después de un pico de hembras puras surgen **Intersexuales macho-hembra**, debido a que la nueva fase sexual macho alcanza a la hembra y tarda en sobrepasarla (Fig. 8.20.b).
- Hay dos periodos destacados de **Reposo- Restauración**, uno mayor a finales de julio y agosto, y otro menor en otoño-invierno. Estos dos periodos no están separados del todo, ya que entre ellos hay pequeños porcentajes de RR (Fig. 8.20.a)
- Estos dos periodos de **RR** marcan las dos **épocas desfavorables** para *Ostrea edulis*, definidos por las condiciones ambientales de escasa luz y temperatura, en el caso del invierno y por las condiciones de alta temperatura y baja disponibilidad de alimento en verano (Fig. 8.20.a).
- La **funcionalidad** predominante parece estar más **vinculada a la edad** del animal que a las condiciones ambientales, ya que esta varía entre el primer otoño e invierno del muestreo y el segundo.



8.2.2 Población Junio 07

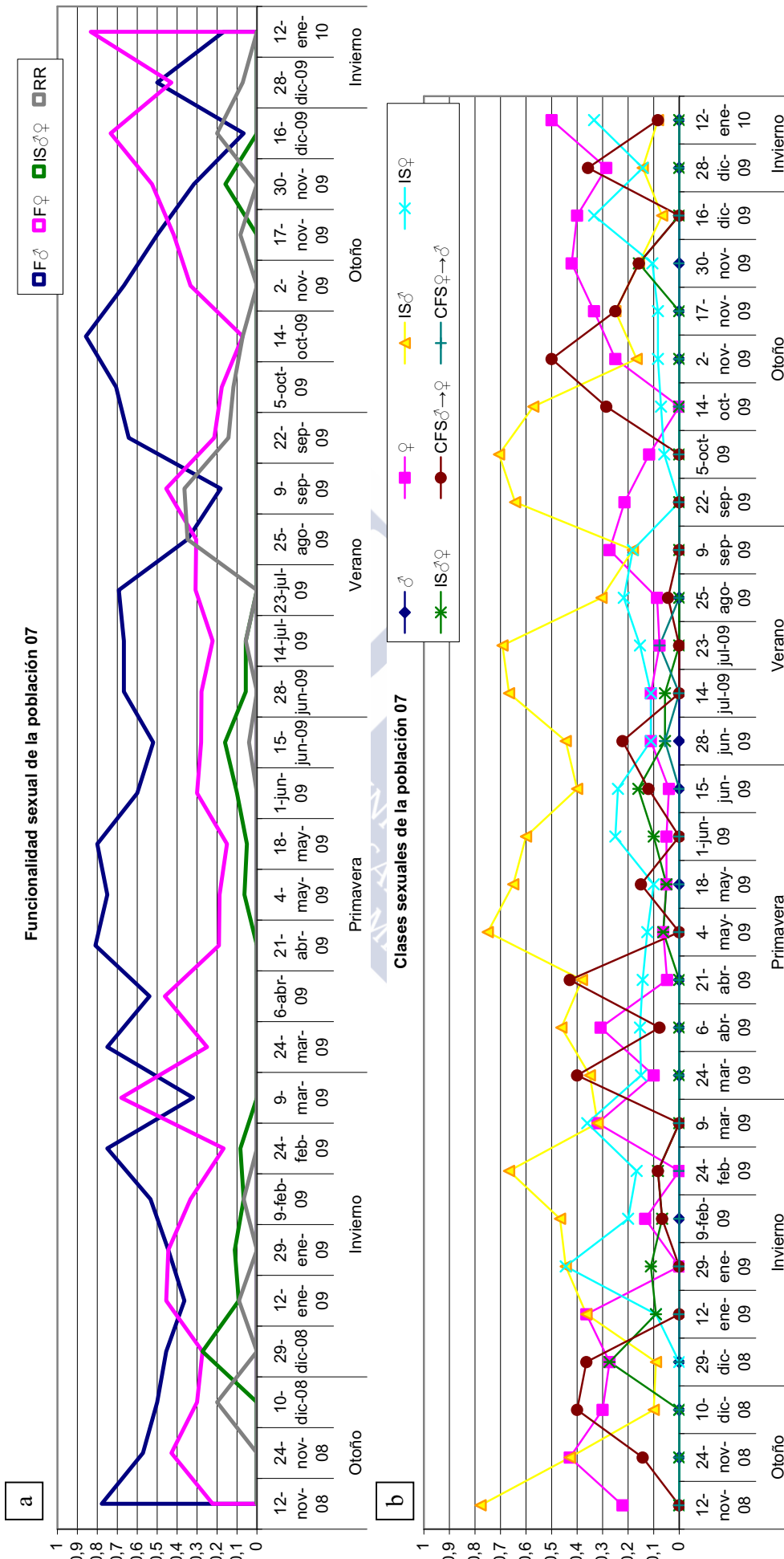


Fig. 8.28. a. Evolución del sexo (funcionalidad sexual) de la población 07 a lo largo del experimento. F♂: Funcionalidad sexual macho; F♀: Funcionalidad sexual hembra; IS♂♀: Intersexualidad macho hembra; I: Indeterminado; ♂: Clase sexual macho puro; ♀: Clase sexual hembra pura; IS♂: Clase sexual Intersexual macho; IS♀: Clase sexual Intersexual hembra; IS♂♀: Clase sexual Intersexual macho hembra; CFS♂→♀: Clase sexual Cambio de fase sexual de macho a hembra; CFS♀→♂: Clase sexual Cambio de fase sexual de hembra a macho.

Otoño (12 Noviembre – 10 Diciembre)

Al inicio del experimento, los animales, están totalmente desarrollados y predomina la funcionalidad macho (Fig. 8.28.a), constituida únicamente por la clase sexual Intersexual macho (Fig. 8.28.b). Sin embargo, con la puesta macho, los Intersexuales macho pasan a Cambio de fase sexual de macho a hembra, lo que hace que los Intersexuales descendan y aumenten las Hembras puras, las cuales no están maduras (Fig. 8.29), con lo que la fase sexual macho se desarrolla lentamente y alcanza a la fase hembra, surgiendo un pico de Intersexuales macho-hembra.

Hay un pico de un 20% de individuos que tras la puesta macho entran en reposo (Fig. 8.28.a).

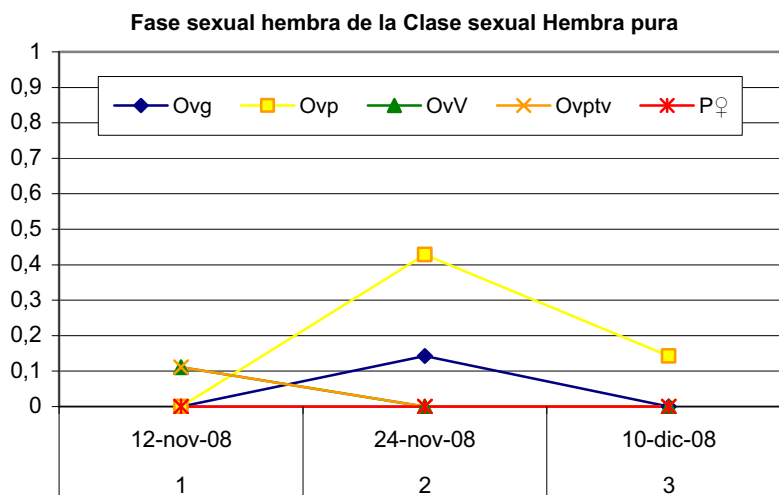


Fig. 8.29. Grado de desarrollo de las fases sexuales hembra de las Hembras puras de la población 07 durante el otoño.

Invierno (29 Diciembre – 9 Marzo)

En invierno, hay dos picos de reposo-restauración, es decir, individuos que cesan su desarrollo gametogénico. La predominancia de la funcionalidad macho y hembra se alternan durante toda la estación. Cada vez que esta alternancia ocurre se produce un incremento de los Intersexuales macho hembra (Fig. 8.28.a)

El porcentaje de Hembras puras continúan en aumento, como consecuencia de los Cambios de fase de macho a hembra del otoño (Fig. 8.28.b). A continuación, si surgen las nuevas series gametogénicas macho y desaparecen las Hembras puras, las Hembras puras con la fase hembra más madura darán lugar a los Intersexuales hembra (Fig. 8.30.a) (Fig. 6.20, sin llegar a puesta), ya que la fase macho no sobrepasa a la hembra; y en aquellas que tengan la fase hembra menos madura, la fase macho sobrepasará a la hembra, dando lugar a los Intersexuales macho (Fig. 8.30.b) (Fig. 6.21).

Los cambios de funcionalidad vienen marcados por un pico de Intersexuales macho-hembra, ya que la fase no funcional, al desarrollarse lentamente, primero alcanza a la fase funcional en grado de desarrollo, y luego la supera, pasando a ser funcional (Fig. 8.28).

Hay que destacar también que respecto a la población 08, la presencia de Intersexuales hembra es mayor, debido a que la fase hembra está más madura (Fig. 8.20.b y 8.28.b).

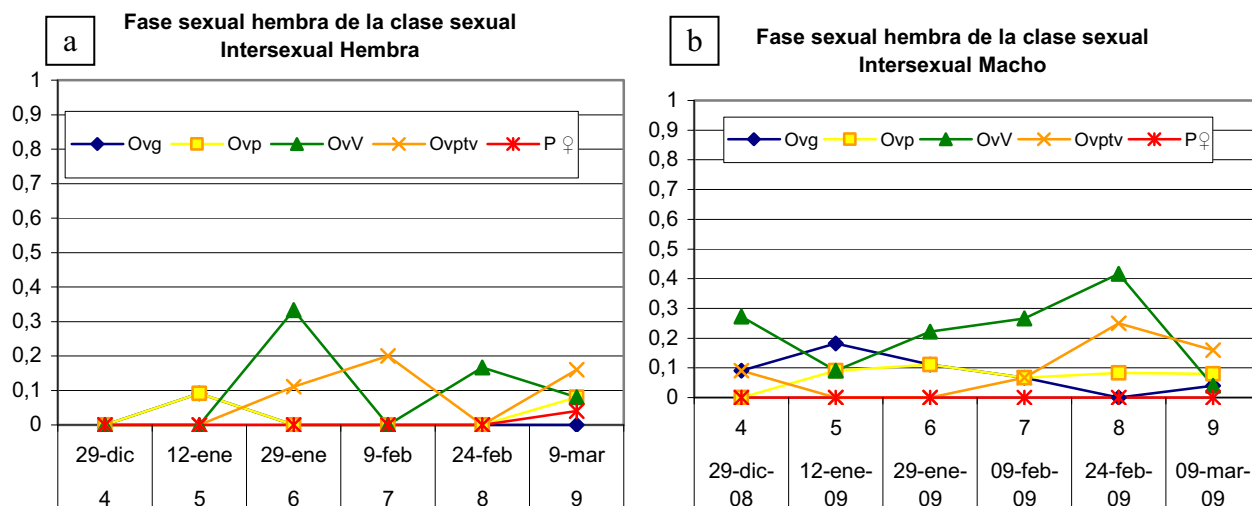


Fig. 8.30. a. Grado de desarrollo de las fases sexuales hembra de los Intersexuales hembra de la población 07 durante el invierno. b. Grado de desarrollo de las fases sexuales hembra de los Intersexuales macho de la población 07 durante el invierno.

Con las puestas macho de finales del invierno (Fig. 8.11.a) surgen Cambios de Fase sexual de macho a hembra, en los cuales, la fase sexual hembra está madura (Fig. 8.31.a), y dará Hembras puras maduras que entrarán en puesta a finales de invierno y principios de primavera (Fig. 8.31.b).

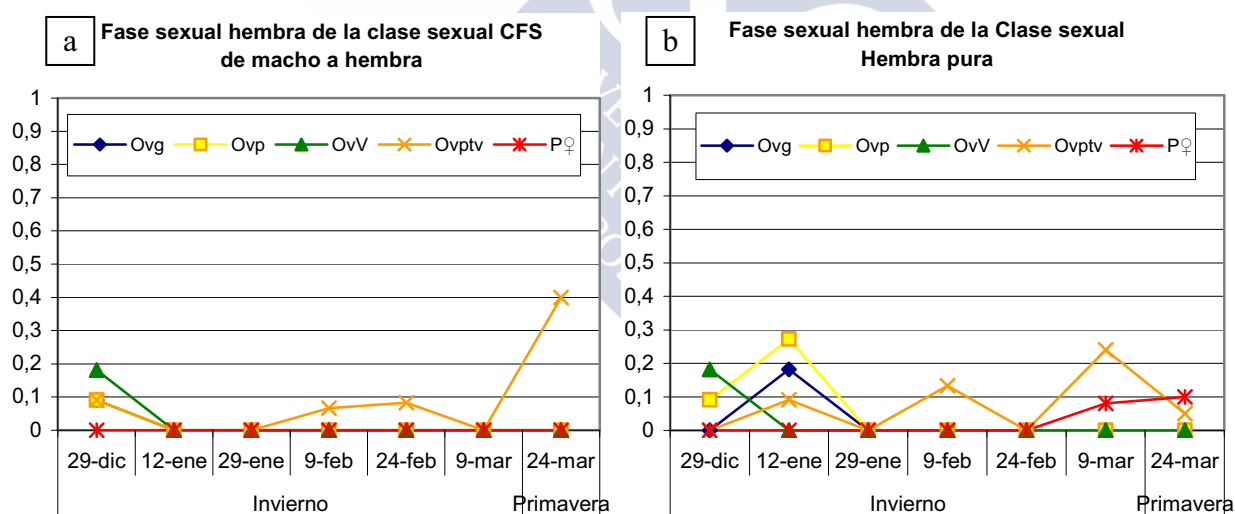


Fig. 8.31. a. Grado de desarrollo de las fases sexuales hembra de la clase sexual Cambio de fase sexual de macho a hembra de la población 07 durante el invierno y principio de primavera. b. Grado de desarrollo de las fases sexuales hembra de las Hembras puras de la población 07 durante el invierno.

Primavera (24 Marzo – 15 Junio)

Predomina la funcionalidad macho en toda la estación, aunque la hembra está presente en un importante porcentaje (Fig. 8.28.a)

A principios de la primavera, con la puesta macho, surge un importante pico de Cambio de fase sexual de macho a hembra, con la fase sexual hembra madura (Fig. 8.32.a), lo que origina un pico de Hembras puras maduras que ponen (Fig. 8.32.b).

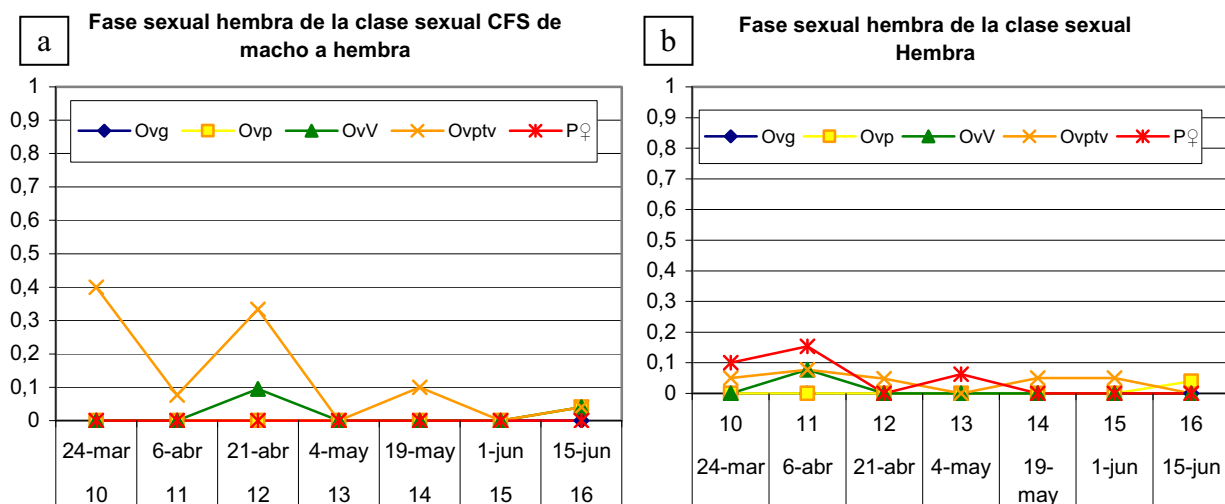


Fig. 8.32. a. Grado de desarrollo de las fases sexuales hembra de la clase sexual Cambio de fase sexual de macho a hembra de la población 07 durante la primavera. b. Grado de desarrollo de las fases sexuales hembra de las Hembras puras de la población 07 durante la primavera.

Sin embargo, el desarrollo de la nueva fase sexual macho se acelera cada vez más a medida que avanza la estación, con lo que dejan de observarse los picos de hembras puras, y, a continuación de los Cambios de fase de macho a hembra, se observa un incremento de los Intersexuales hembra (Fig. 8.28.b), que en la primera mitad de la estación no fluctúan porque aparecen, como resultado de los Cambios de fase sexual de macho y hembra, y desaparecen a causa de las puestas hembra (Fig. 8.33), a la misma velocidad.

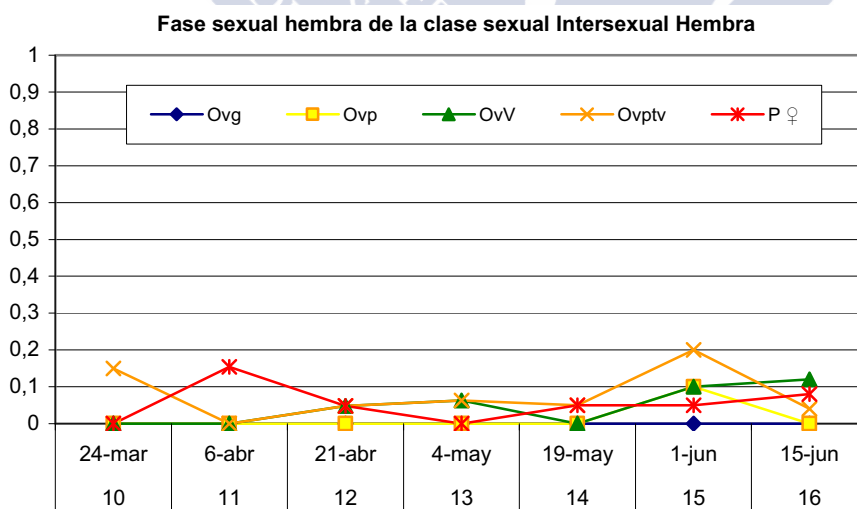


Fig. 8.33. Grado de desarrollo de las fases sexuales hembra de los Intersexuales hembra de la población 07 durante la primavera.

El pico de Cambio de fase sexual del 18 de mayo, pasa directamente a Intersexual hembra, por desarrollo de la fase sexual macho (Fig. 8.28.b), lo que indica que la nueva fase macho surge a gran velocidad, pero el animal pone, como hembra, el 1 de junio (Fig. 8.33). Es decir, completa el modelo de evolución de clases sexuales que inició en invierno (Fig. 6.20).

En los casos en que la fase hembra está menos desarrollada, la fase macho la sobrepasa y se incrementan los Intersexuales macho.

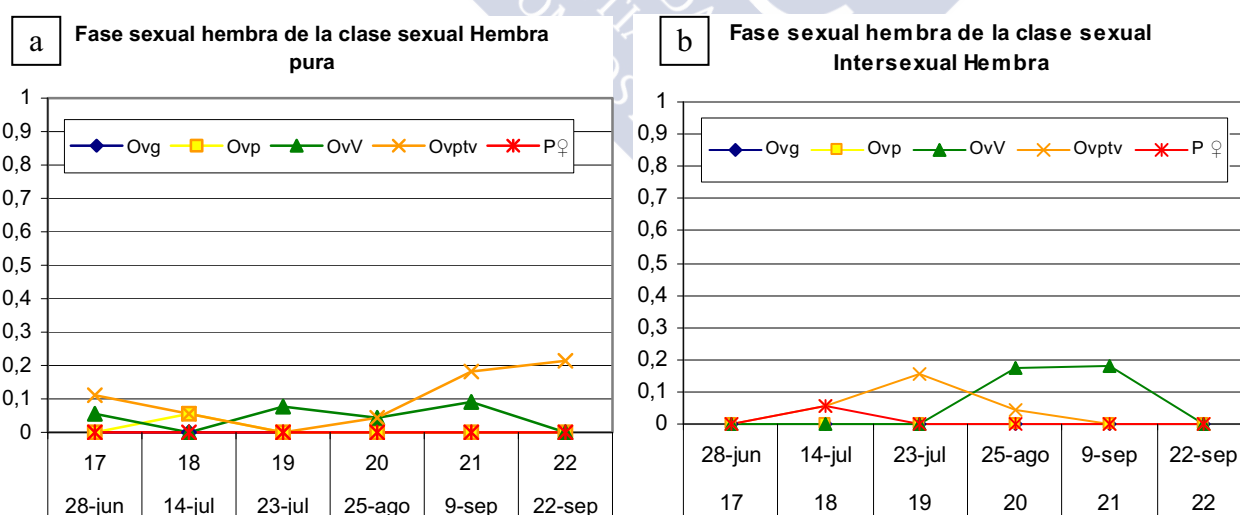
En la segunda mitad de la estación, con los Cambios de fase sexual, vuelven a surgir los Intersexuales macho-hembra, donde la fase macho alcanza a la hembra (Fig. 8.28.a). Pueden darse dos casos, que la fase hembra esté inmadura, la fase macho surja y la alcance, o que la fase hembra esté madura y que el macho la alcance al madurar más rápidamente.

La funcionalidad macho es dominante durante toda la estación, aunque la hembra llegue a puestas; esto se debe a que la generación de nuevas series gametogénicas macho está más estimulada que en las estaciones anteriores, con lo que, posteriormente a las puestas macho, aunque sean de Cambio de fase de macho a hembra, la fase macho nueva surge rápidamente, con lo que no da tiempo a que el pico de hembras puras sea visible, sino que este es menor y en su lugar se incrementan los machos y las Intersexuales hembra (Fig. 8.28.a y b)

Verano (28 Junio – 22 Septiembre)

En la primera mitad de la estación predomina la funcionalidad macho, sin embargo a mediados del verano surgen los Reposo-restauración y la funcionalidad hembra se hace predominante. Al final de la estación la proporción de Reposo-restauración y la funcionalidad hembra se reducen en beneficio de la funcionalidad macho (Fig. 8.28.a)

Después de un pico inicial de Cambios de fase sexual, pasan a predominar, claramente, los Intersexuales, tanto macho como hembra (Fig. 8.28.b); esto es debido a que, igual que ocurría en la primavera, el desarrollo de nuevas series gametogénicas macho está estimulado, con lo que las puestas macho las realizan los Intersexuales macho, con la puesta macho ya es visible la nueva fase macho en desarrollo, y las hembras puras resultantes de los Cambios de fase sexual de macho a hembra, darán Intersexuales macho, cuando la fase hembra esté inmadura e Intersexuales hembra cuando la fase hembra esté madura (Fig. 8.34).



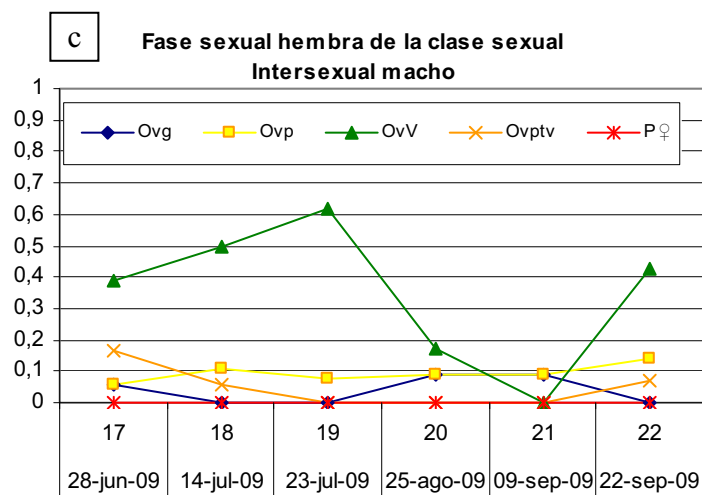


Fig. 8.34. a. Grado de desarrollo de las fases sexuales hembra de las Hembras puras de la población 07 durante el verano. b. Grado de desarrollo de las fases sexuales hembra de las Intersexuales hembra de la población 07 durante el verano. c. Grado de desarrollo de las fases sexuales hembra de los Intersexuales macho de la población 07 durante el verano.

Esto ocurre en la primera mitad del verano, sin embargo, a partir del 23 de julio, con las puestas, las ostras empiezan a entrar en Reposo- restauración, la funcionalidad macho descende progresivamente y la hembra se hace predominante, en forma de Hembras puras (Fig. 8.28.b). Esto es debido, como ya ocurría en la población 08, a pesar de que las condiciones ambientales de luz y temperatura son favorables, la disponibilidad de alimento es escasa, con lo que la población de ostras reduce su desarrollo gonadal, e incluso lo frena, al entrar en reposo- restauración (Fig. 8.28.a).

No se generan nuevas series gametogénicas, con lo que, los individuos, tanto machos como hembras funcionales, al poner entran en reposo, y los que no alcanzan la puesta, quedan frenados hasta que las condiciones de alimento son favorables. De este modo, los machos, al tener un desarrollo más rápido, entran en una mayor proporción en reposo, mientras que las hembras que no alcanzaron la puesta se hacen más visibles (Fig. 8.28.a)

En septiembre se reinicia el desarrollo, la fase sexual macho frenada continúan su desarrollo y pone, y las hembras continúan su maduración. Al volver a ser favorables las condiciones, la fase macho vuelve a adelantar a la hembra y la funcionalidad macho se hace predominante de nuevo (Fig. 8.28.a), en forma de Intersexuales macho (Fig. 8.28.b). Los animales van saliendo del reposo progresivamente.

Otoño (5 Octubre – 16 Diciembre)

A principios de la estación la funcionalidad macho vuelve a predominar claramente, sin embargo, a finales lo hace la hembra; este cambio de predominancia viene marcado por un pico de Intersexuales macho-hembra (Fig. 8.28.a).

Hay un cierto porcentaje de individuos en Reposo- restauración, son los que, en los meses de julio-agosto detienen su desarrollo antes de llegar a puesta; al reiniciar el desarrollo ponen y entran en reposo (Fig. 8.28.a).

El reinicio del desarrollo a finales del verano genera un pico de Intersexuales macho. Con las puestas macho, los Intersexuales macho pasan a Cambio de fase sexual de macho a hembra, surgiendo un pico grande de esta clase sexual, seguido de un pico grande de hembras puras. Esto hace que la funcionalidad hembra sea predominante (Fig. 8.28.b).

En el pico de Cambio de fase sexual de macho a hembra, hay un pequeño porcentaje de individuos con la fase hembra inmadura (Fig. 8.35.a); en estos individuos, al surgir la fase sexual macho sobrepasa a la hembra y se generan Intersexuales macho (Fig. 8.35.c). Sin embargo, hay un importante porcentaje de individuos con la fase hembra más desarrollada (Fig. 8.35.a); en este caso pueden ocurrir dos cosas, que la nueva fase macho no se desarrolle, generándose Hembras puras que maduran y ponen (Fig. 8.35.b) o que surja la nueva fase macho, apareciendo Intersexuales hembra, en las que la fase hembra madura y pone (Fig. 8.35.d).

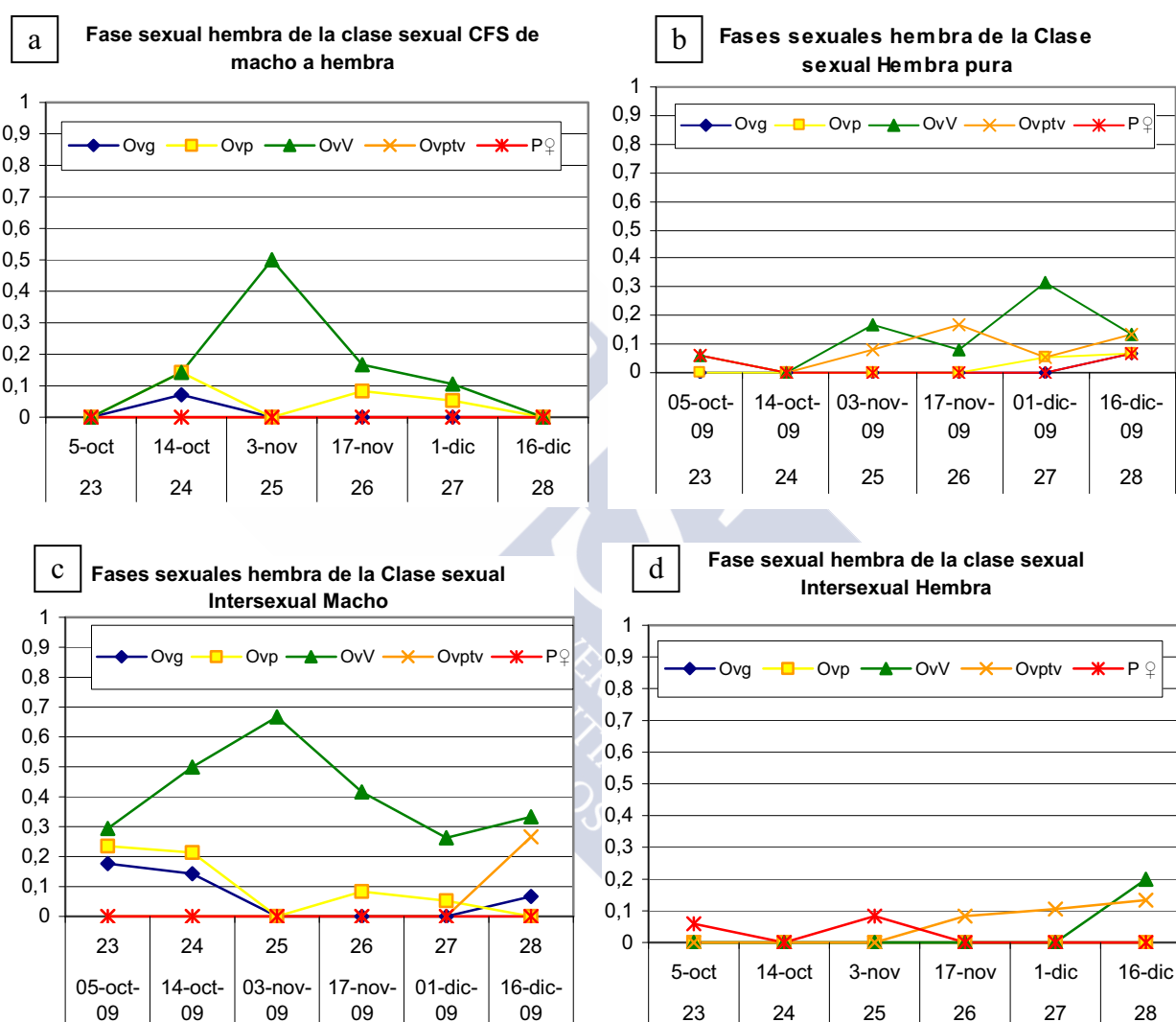


Fig. 8.35. a. Grado de desarrollo de las fases sexuales hembra de la clase sexual Cambio de fase sexual de macho a hembra de la población 07 durante el otoño. b. Grado de desarrollo de las fases sexuales hembra de las Hembras puras de la población 07 durante el otoño. c. Grado de desarrollo de las fases sexuales hembra de los Intersexuales macho de la población 07 durante el otoño. D. Grado de desarrollo de las fases sexuales hembra de los Intersexuales hembra de la población 07 durante el otoño.

Invierno (28 Diciembre – 12 Enero)

Con la última puesta hembra del otoño (Fig. 8.35.b) la funcionalidad hembra baja y sube la macho, equilibrándose ambas (Fig. 8.28.a). Sin embargo, los machos maduros entran en puesta (Fig. 8.15.a) como Cambio de Fase sexual de macho a hembra, lo que provoca un pico de hembras puras (Fig. 8.28.b) y el descenso de la funcionalidad macho a favor de la hembra (Fig. 8.28.a).

Continúa habiendo un cierto porcentaje de individuos en Reposo- restauración al inicio de la estación (Fig. 8.28.a).

8.2.2.1 Resumen de los resultados de la evolución de las funcionalidades sexuales y las clases sexuales de la población 07 en el medio natural

Meses	Sexo funcional predominante	Clases sexuales		Nuevas SG ♂	Puestas	
		Predominantes	Presentes		♂	♀
Otoño	Macho ligeramente	IS♂/ CFS♂→♀, ♀, RR	IS♂♀	-	~-	-
Invierno	Se alternan macho y hembra	IS♂, IS♀ IS♂♀ CFS♂→♀, ♀		-	~- / +	- / +
Primavera	Macho	CFS♂→♀ IS♂	♀ IS♂♀ IS♀	~-	+	+
Verano	Hembra / RR	IS♂, IS♀ ♀	CFS♂→♀	+ / -	+ / -	+ / -
Otoño	Macho / Hembra	IS♂, CFS♂→♀/ ♀, IS♀	RR	-	~+	+
Invierno	Equilibrados / Hembra	CFS♂→♀, ♀ IS♀	RR IS♂	-	~-	-

Fig. 8.36. Tabla resumen de la estacionalidad de las funcionalidades sexuales (sexo) y las clases sexuales de la población 07 en el medio natural. RR: Reposo-Restauración; ♀: Clase sexual hembra pura; IS♂: Clase sexual Intersexual macho; IS♀: Clase sexual Intersexual hembra; IS♂♀: Clase sexual Intersexual macho hembra; CFS♂→♀: Clase sexual Cambio de fase sexual de macho a hembra; SG: Series Gametogénicas; -: ralentizada; +: favorecida; ~: moderada; ~-: moderadamente ralentizada; ~+: moderadamente favorecida.

Estacionalidad de la población 07 (Fig. 8.36):

En el **año 1** las dos funcionalidades están **equilibradas** y la predominancia se alterna mediante las puestas.

- Los Cambios de Fase sexual de macho a hembra hacen visible la **fase sexual hembra** no funcional que estaba madurando en la clase sexual Intersexual macho.
- Los Cambios de Fase sexual de macho a hembra hacen visible una **fase hembra** predominantemente madura.

- Los Cambios de Fase sexual de macho a hembra conllevan **puestas hembra** en los **meses favorables** para la puesta hembra; estos son a finales del invierno, primavera, primera mitad del verano y otoño.
- En los meses donde la puesta hembra **no** es **favorable**, segunda mitad de diciembre, enero, febrero, finales de julio y agosto, aunque la hembra, que surge de los Cambios de fase de macho a hembra, esté madura, **no pone**.
- Los Cambios de funcionalidad vienen marcados por un pico de **Intersexuales macho-hembra**, que será más o menos visible según la velocidad de desarrollo de las fases sexuales.
- Hay **dos** periodos destacados de **Reposo- Restauración**, uno mayor a finales de julio y agosto, y otro menor a finales de otoño e invierno. Estos dos periodos no están separados del todo, ya que entre ellos hay pequeños porcentajes de RR.
- Estos dos periodos de **RR** marcan las **dos épocas desfavorables** para *Ostrea edulis*, definidos por las condiciones ambientales de escasa luz y temperatura, en el caso del invierno y por las condiciones de alta temperatura y baja disponibilidad de alimento en verano.

8.2.3 Población Junio 09

Partimos de individuos predominantemente sin desarrollo gonadal, es decir, Indeterminados.

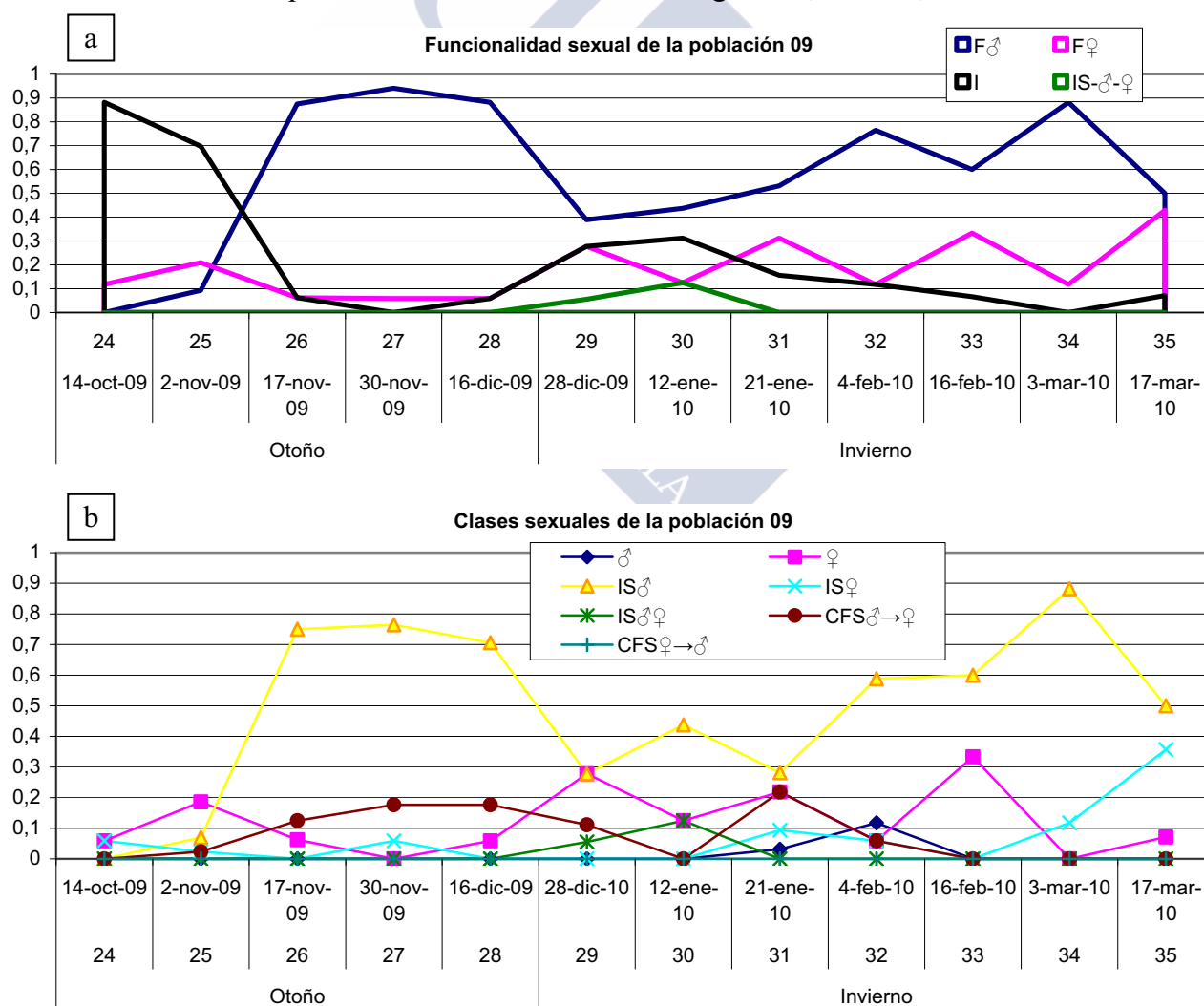


Fig. 8.37. a. Evolución del sexo (funcionalidad sexual) de la población 09 a lo largo del experimento. b. Evolución de las clases sexuales de la población 08 a lo largo del experimento. F♂: Funcionalidad sexual macho;

F♀: Funcionalidad sexual hembra; IS♂♀: Intersexualidad macho hembra; I: Indeterminado; ♂: Clase sexual macho puro; ♀: Clase sexual hembra pura; IS♂: Clase sexual Intersexual macho; IS♀: Clase sexual Intersexual hembra; IS♂♀: Clase sexual Intersexual macho hembra; CFS♂→♀: Clase sexual Cambio de fase sexual de macho a hembra; CFS♀→♂: Clase sexual Cambio de fase sexual de hembra a macho.

Otoño (14 Octubre – 28 Diciembre)

Partimos de una población mayoritariamente indeterminada con un pequeño porcentaje de hembras funcionales (Fig. 8.37.a), compuestas por Hembras puras e Intersexuales hembra (Fig.8.37.b).

A continuación se van a desarrollar lentamente ambas fases sexuales, se incrementa la funcionalidad macho y la hembra y se reducen los Indefinidos (Fig. 8.37.a).

A partir del 2 de noviembre, la fase sexual macho adelanta a la hembra, pasando la funcionalidad macho a predominante. A medida que la fase macho se desarrolla, las Hembras puras desaparecen para convertirse en Intersexuales macho (Fig. 8.37.b), ya que su fase sexual es muy inmadura, y es fácilmente sobrepasada por la macho (Fig. 8.38).

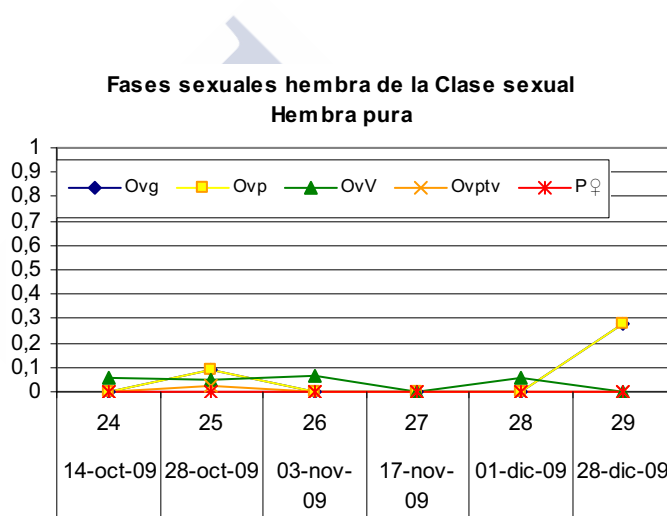


Fig. 8.38. Grado de desarrollo de la fase sexual hembra de la clase sexual Hembra pura. Las fases sexuales hembra de las Hembras puras de la población 09 están detenidas en la vitelogénesis durante el otoño.

Con las puestas macho (Fig. 8.17.a) , los Intersexuales macho pasan a Cambio de Fase sexual de macho a hembras. De los Cambios de fase surgen Hembras puras e Intersexuales hembra (Fig. 8.37.b), señal de que el desarrollo de la nueva fase macho no está del todo ralentizada.

Invierno (12 Enero – 14 marzo)

A principios de invierno surge un pico de Indeterminados que se mantienen durante toda la estación (Fig. 8.37.a); esto puede ser debido, por un lado, a que la reducción total de Indeterminados del 30 de noviembre sea ficticia, o que los animales que desarrollaron una fase sexual y pusieron quedan inactivos temporalmente, o una conjunción de ambas opciones. De todas maneras este porcentaje de Indeterminados que se extienden por toda la estación indica el lento desarrollo de nuevas series gametogénicas.

Por otro lado, hay picos alternativos de funcionalidad macho y funcionalidad hembra, predominando siempre la macho, coincidiendo los picos de funcionalidad hembra con las puestas macho (Fig. 8.17.a), y los de macho con el sobrepaso de la fase macho a la hembra.

A continuación de las puestas macho, surge un pico de Intersexuales macho-hembra inmaduros, donde la fase macho se desarrolla lentamente y alcanza a la hembra ralentizada en su primer etapa de desarrollo (Fig. 8.37.b)

El 4 de febrero hay un pico de machos puros maduros (Fig. 8.37.b), es decir, que al entrar en puesta darán Indeterminados, ya que no hay ninguna fase sexual inmadura a la espera. No se considera Reposo-restauración porque el periodo de inactividad es muy corto, no se incrementan las reservas y no se considera que estos animales completasen un ciclo reproductor completo; sin embargo coincide con el periodo de Reposo-restauración de los animales de más edad. Esto remarca la evidencia de la lenta generación y desarrollo de nuevas series gametogénicas.

El 16 de febrero surgen Hembras puras maduras (Fig. 8.39.a); sin embargo, surge la fase macho, las Hembras puras pasan a Intersexuales hembra y no hay puesta. Esto indica que la puesta hembra está inhibida por algún factor ambiental, posiblemente la temperatura del mar que es aproximadamente de 14°C.

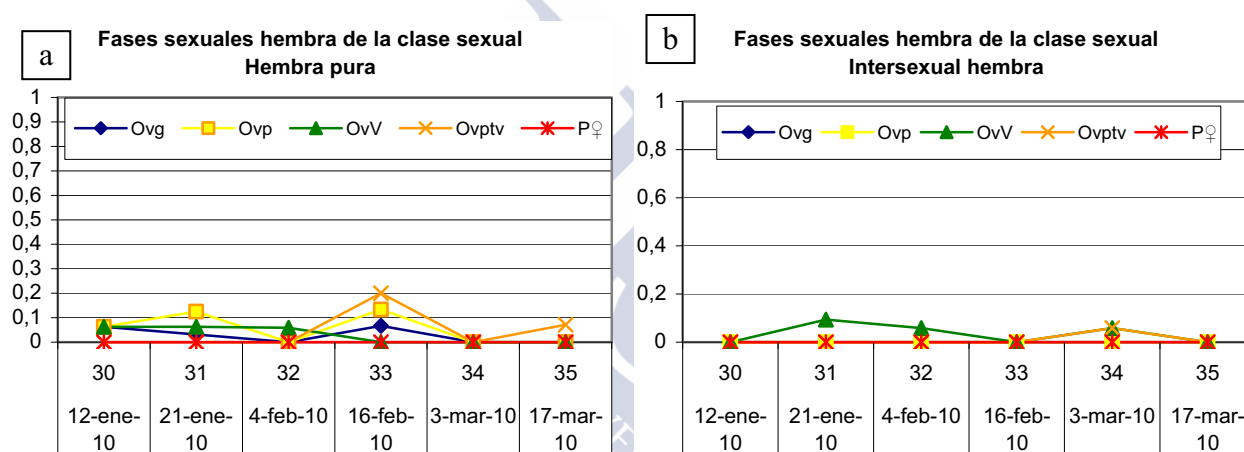


Fig. 8.39. a. Grado de desarrollo de las fases sexuales hembra de las Hembras puras de la población 09 durante el invierno. b. Grado de desarrollo de las fases sexuales hembra de las Intersexuales hembra de la población 09 durante el invierno.

8.2.3.1 Resumen de los resultados de la evolución de las funcionalidades sexuales y las clases sexuales de la población 09 en el medio natural

Meses	Sexo funcional predominante	Clases sexuales		Nuevas SG ♂	Puestas	
		Predominantes	Presentes		♂	♀
Otoño	Indeterminado / Macho	♀ IS♂	CFS♂→♀ IS♂♀, IS♀	-	~-	-
Invierno	Macho	IS♂	♀, ♂ CFS♂→♀ IS♀	-	~-	-

Fig. 8.40. Tabla resumen de las funcionalidades y las clases sexuales de la población 09 en el medio natural. ♀: Clase sexual hembra pura; IS♂: Clase sexual Intersexual macho; IS♀: Clase sexual Intersexual hembra; IS♂♀: Clase sexual Intersexual macho hembra; CFS♂→♀: Clase sexual Cambio de fase sexual de macho a hembra; SG: Series Gametogénicas; -: ralentizada; +: favorecida; ~: moderada; ~-: moderadamente ralentizada; ~+: moderadamente favorecida.

Estacionalidad de la población 09 (Fig. 8.40):

- Al **inicio** del desarrollo predomina la **funcionalidad macho**.
- Los Cambios de Fase sexual de macho a hembra hacen visible la **fase sexual hembra** no funcional que estaba madurando lentamente en la clase sexual Intersexual macho.
- Los Cambios de Fase sexual de macho a hembra no conllevan puestas hembra, ya que la **hembra**, al inicio está **inmadura**, y a mediados de febrero, cuando hay un pequeño porcentaje de hembras maduras, no se producen puestas.
- Después del pico de Cambios de fase sexual de macho a hembra, surge uno **de Intersexuales macho-hembra inmaduros**, debido a que la nueva fase sexual macho alcanza a la hembra.
- El **desarrollo** de nuevas **series gametogénicas**, tanto macho como hembra está **ralentizados**, esto se observa porque después de las puestas de los machos puros surgen Indefinidos.

8.2.4 Resumen general de la funcionalidad sexual y las clases sexuales

Edad	Año 0						Año 1						Año 2		
	Otoño	Invierno	Primavera	Verano	Otoño	Invierno	Primavera	Verano	Otoño	Invierno	Verano	Otoño	Invierno		
Estación															
Sexo predo- minante															
Clase sexual predominante y RR	I ♀ IS♂	IS♂	CFS♂→♀ IS♂	CFS♂→♀ ♀	IS♂ CFS♂→♀	IS♂ CFS♂→♀	IS♂ CFS♂→♀	IS♂ CFS♂→♀	IS♂ CFS♂→♀	IS♂ CFS♂→♀	IS♂ CFS♂→♀	IS♂ CFS♂→♀	IS♂ CFS♂→♀	IS♀	

Fig. 8.41. Esquema del sexo funcional y de las clases sexuales de *Ostrea edulis*, en el medio natural, a lo largo de las estaciones y a distintas edades. Color negro: Indeterminados; Color rosa: funcionalidad hembra; Color azul: funcionalidad macho; Color rojo: estado de reposo-restauración. I: Indeterminado; ♀: Clase sexual hembra pura; IS♂: Clase sexual Intersexual macho; IS♀: Clase sexual Intersexual hembra; IS♂♀: Clase sexual Intersexual macho hembra; CFS♂→♀: Clase sexual Cambio de fase sexual de macho a hembra; RR: Reposo-Restauración.

8.3 Discusión

La población de *Ostrea edulis* fijada en el mes de julio del 2009, **0 años**, comienza su **desarrollo gonadal** en otoño del mismo año (Fig. 8.42.b). El 14 de octubre, el 90% de la población es Indefinida, y a partir de octubre, con aproximadamente **4 meses**, se empezarán a desarrollar las fases sexuales de ambos sexos, a mayor o menor velocidad según las condiciones.

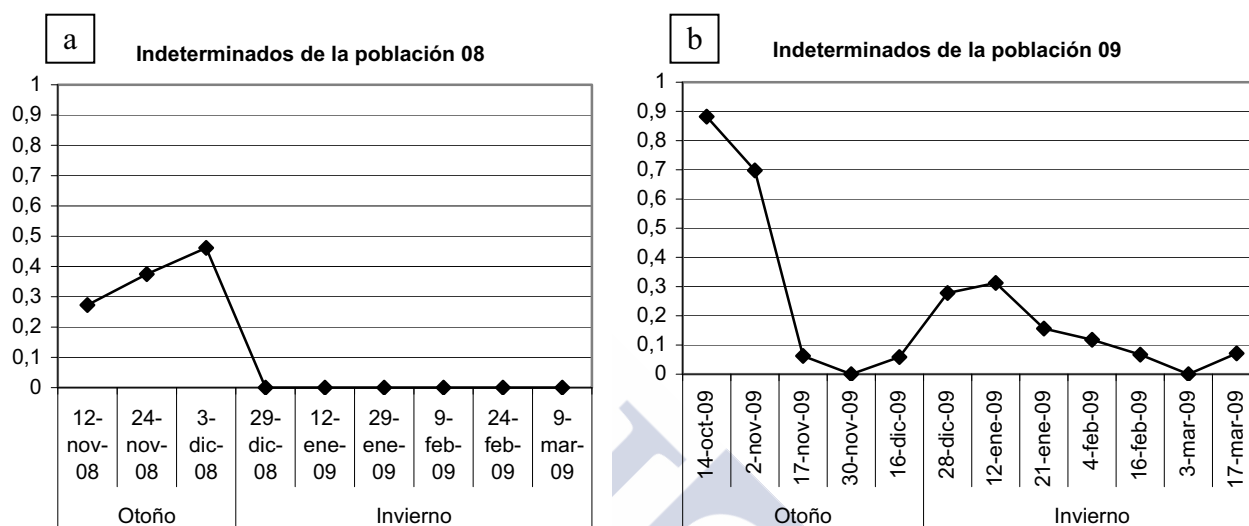


Fig. 8.42. Evolución de los Indeterminados de las poblaciones 08 (a) y 09 (b), ambos con 0 años de edad, durante el estudio.

En la figura 8.42, se representan los **Indeterminados** de las dos poblaciones de 0 años, correspondientes al año de fijación 08 y 09 respectivamente. Lo primero que observamos es que hay un desfase entre los Indeterminados de la **población 09** y los de la **población 08**, esto se puede explicar con las diferentes condiciones ambientales de los dos años (08 y 09), las cuales, fueron más rigurosas, y por lo tanto más desfavorables al desarrollo de las fases sexuales de ambos sexos, en el año 2009. Esto provoca un retraso en la desaparición de los Indeterminados, o inicio del desarrollo gametogénico, respecto al año 2008, e incluso, que, animales que ya iniciaran su desarrollo, vuelvan al estado de Indeterminación.

De esto se deduce que los factores ambientales juegan un papel muy importante en el inicio del desarrollo de la **primera gónada**.

Por otro lado, *O. edulis*, independientemente de la edad, tiene **dos** períodos de **Reposo- Restauración**, uno en **invierno**, con condiciones ambientales desfavorables de temperatura baja y fotoperiodo corto, y otro en **verano**, por altas temperaturas y escasez de alimento, siendo el de verano el de más relevancia (Fig. 8.43). Durante este periodo todos los animales detienen su desarrollo, entren o no en Reposo. Las ostras que se encuentran en maduración se frenan totalmente, y cuando las condiciones desfavorables, de alta temperatura y escasez de alimento, remiten, retoman la maduración y ponen, entrando en Reposo en la segunda época desfavorable, es decir, en invierno.

En ocasiones se pueden ver animales en puesta macho durante el periodo de reposo del verano, pero estos lo iniciaron antes de las condiciones desfavorables, y simplemente completan la puesta (Fig. 8.46).

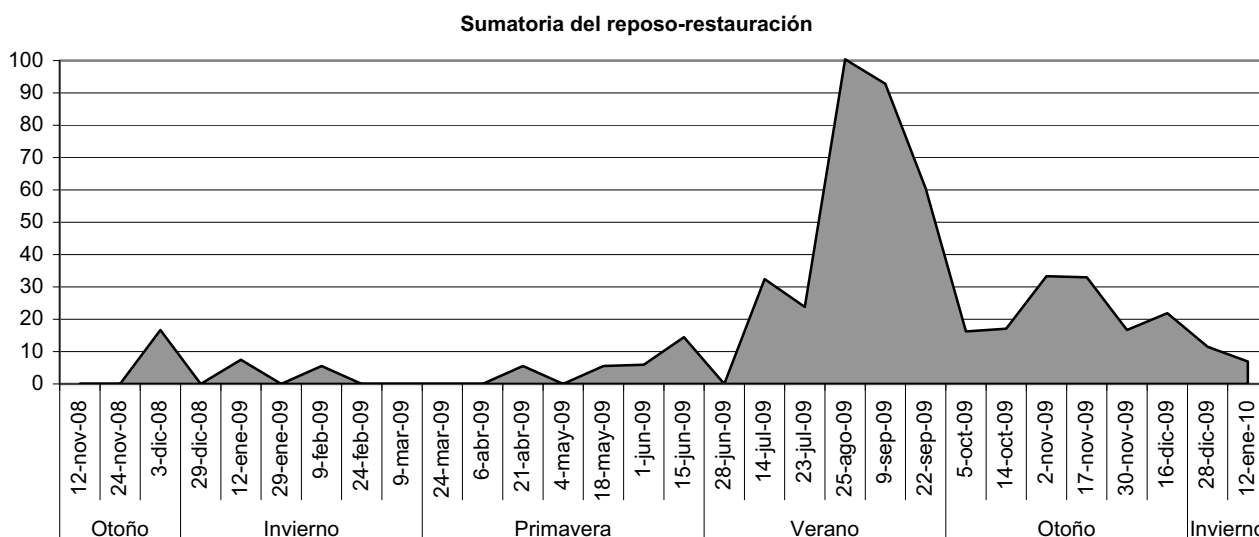


Fig. 8.43. Porcentaje de individuos de la población 08 y 07 que están en Reposo-restauración.

El **verano** en el Mediterráneo se caracteriza por altas temperaturas, pero sobretodo **escasa disponibilidad de alimento**. El gran pico de reposo del verano coincide con estas condiciones, lo que indica que la disponibilidad de alimento y las **altas temperaturas** son los **factores limitantes** del **desarrollo gametogénico** de *Ostrea edulis*, en el Mediterráneo, y será lo que determine el principal periodo de reposo.

Hay ejemplos en bibliografía en los cuales el **alimento** es el principal **limitante** en la **reproducción**. Delgado y Pérez (2005), acondicionaron *Ruditapes decussatus* (almeja fina) a una temperatura favorable de 18° C, aportaron tres calidades de alimento y vieron que la cantidad de alimento disponible no afecta al desarrollo gonadal de estas especies, pero que modificaba algunas características de la gametogénesis; detectaron que el porcentaje de individuos maduros se incrementaba con la disponibilidad de alimento y que la limitación nutricional durante el desarrollo gonadal parecía provocar una falta de renovación de las capas germinales, que aseguran la recuperación gonadal después de la emisión total o parcial de los gametos.

También hay experimentos que demuestran que las **temperaturas altas** tienen un **efecto negativo** en la **gametogénesis**.

La *Ostrea edulis* de Maine presenta procesos de reabsorción de la gónada, indicativo de inicios de reposo, por altas temperaturas (Loosanoff, 1962).

Respecto al pico de Reposo-restauración del invierno, parece que las condiciones de baja temperatura y fotoperiodo corto también son limitantes del desarrollo gametogénico, pero en menor grado. Esto es debido a que las temperaturas del mar Mediterráneo en invierno no son muy bajas, respecto a otras localizaciones, con lo que las condiciones no son tan desfavorables.

En el siguiente capítulo, Capítulo 9. Acondicionamientos, se sometió a una muestra de la población de ostras procedentes del medio natural a condiciones desfavorables de luz y temperatura para estudiar el efecto que estas tenían sobre la proporción de Indeterminados y de Reposo-Restauración.

En general se puede decir que el **ciclo reproductor** de la *Ostrea edulis* va desde **inicios de otoño**, cuando se retoma la actividad gametogénica, **hasta verano** (finales de julio y agosto), cuando la mayoría de los animales entran en Reposo- restauración (Fig. 8.45). Sin embargo, la **sincronización** de la población **no es total**, ya que no toda entra en Reposo al mismo tiempo; esta ligera desincronización es lo que permite puestas durante todo el año, en el caso de los machos, y durante todo el periodo favorable en las hembras (Fig. 8.44).

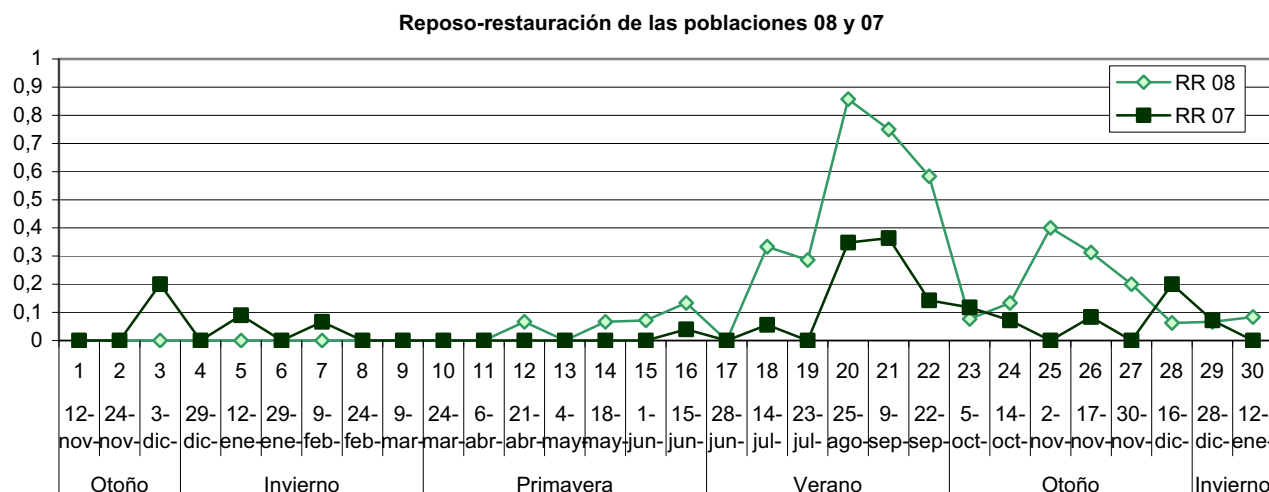


Fig. 8.44. Evolución de los individuos en estado de Reposo-Restauración de las poblaciones 07 y 08 durante el estudio.

Durante el ciclo reproductor, las **fases sexuales**, independientemente de la edad, sufren una **estacionalidad**, más o menos marcada, es decir, su velocidad de desarrollo varía en las distintas estaciones:

	Otoño	Invierno	Primavera	Verano	
				Junio-Julio	Julio-Agosto
Puestas macho					
Puestas hembra					
Ciclo reproductor	Inicio/ Reanudación de la Gametogénesis	Gametogénesis / Reposo	Gametogénesis	Gametogénesis	Reposo
Velocidad de desarrollo de las SG	~	-	~+	+	0

Fig. 8.45. Tabla resumen del ciclo reproductor de *Ostrea edulis* en el medio natural. Color rosa: presencia de puestas hembra; Color azul: presencia de puestas macho; Color gris: estado de reposo-restauración; SG: Series Gametogénicas; ~: Velocidad de desarrollo de la fase moderada -: Fase ralentizada; ~+: Fase moderadamente acelerada; +: Fase acelerada; 0: Sin desarrollo gametogénico.

- **Finales de Verano: Inactividad gametogénica**, el hecho de que el desarrollo de las fases sexuales se detenga a finales de julio y agosto marca el final e inicio de un ciclo reproductor, y corresponderá al Reposo.
- **Otoño:** En septiembre se **reinicia el desarrollo gametogénico**; esto también ocurre en otras especies como *O. virginica* (Galtsoff, 1938). En otoño ambas fases están ligeramente ralentiadas. Los individuos de clase 0 años de edad, poblaciones 08 y 09, desarrollan su primera gónada durante el primer otoño de vida.
- **Invierno:** El desarrollo gonadal se **ralentiza** por las condiciones ambientales desfavorables, baja temperatura y fotoperiodo corto. Los animales que detuvieron su desarrollo gonadal antes de la puesta y no entraron en reposo en verano, ponen y entran en Reposo.
- **Primavera e inicios de verano: Máximo desarrollo gametogénico**, ambas fases sexuales se desarrollan más rápidamente debido a las condiciones ambientales favorables, temperatura alta y fotoperiodo largo.

Como la **estacionalidad** está marcada principalmente por la **temperatura** del agua y el **fotoperiodo**, se deduce que los factores combinados de alta temperatura y fotoperiodo largo favorecen el desarrollo gonadal (condiciones de primavera y principios de verano), mientras que los factores combinados de baja temperatura y fotoperiodo corto lo ralentizan (invierno).

A su vez, la **fase sexual hembra** tiene una **mayor estacionalidad** que la macho; es decir, su velocidad de desarrollo a lo largo de las estaciones coincide con la del macho, sin embargo, mientras que las puestas macho se extienden a lo largo de todo el ciclo (Fig. 8.46), las de las hembras se limitan a las condiciones favorables (Fig. 8.45 y 8.47)

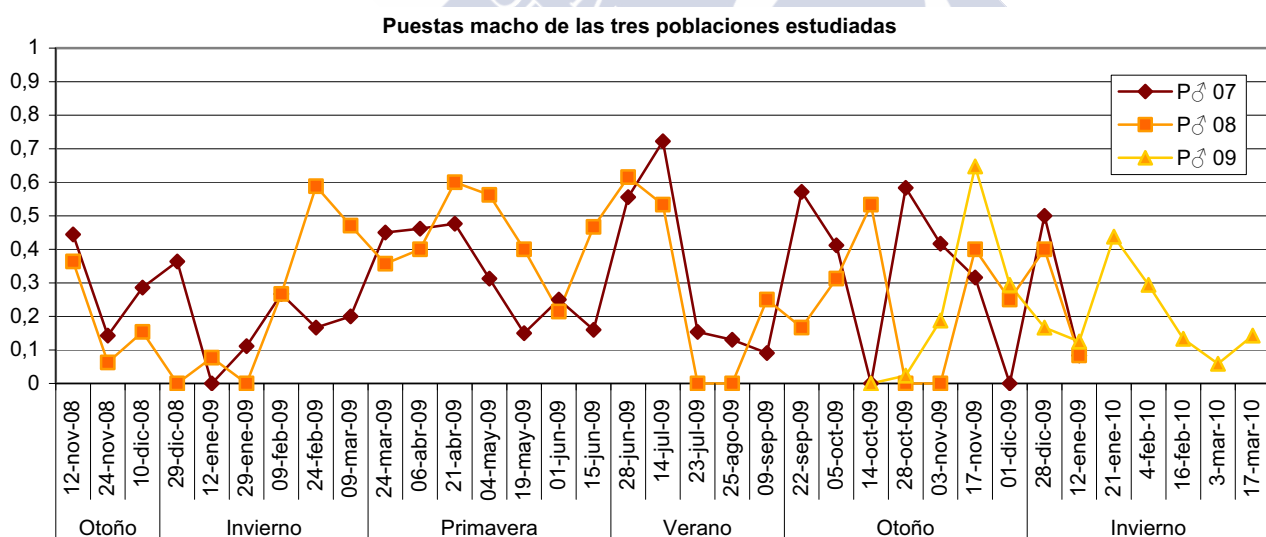


Fig. 8.46. Estacionalidad de las puestas macho de las tres clases de edad. P: Puestas.

- **Otoño:** El desarrollo de la fase macho es media, y las puestas macho se liberan a una **velocidad media**.
- **Invierno:** Las condiciones ambientales desfavorables ralentizan el desarrollo gametogénico macho, que llega a **puesta**, pero estas se extienden en el tiempo, es decir, las bolas espermá-

ticas **se liberan lentamente**. Además la nueva fase sexual macho que surge en esta estación se desarrolló tan lentamente que no consigue madurar antes del fin del invierno.

Se puede afirmar que las puestas macho presentes en invierno son realizadas por individuos que llegan a esta estación con una fase macho relativamente desarrollada.

Hay casi un cese de puestas macho coincidiendo con el periodo de reposo del invierno.

- **Primavera- verano:** Las condiciones ambientales favorables aceleran el desarrollo gametogénico macho, llegando rápidamente a **puestas**; estas son **rápidas**, al igual que el desarrollo de la nueva fase macho, con lo que un mismo individuo puede llevar a cabo más de 1 ciclo gametogénico macho, con sus correspondientes puestas, durante esta estación.

Sin embargo, la **fase hembra**, independientemente de la edad, sólo realiza **puestas** desde primavera hasta otoño, con excepción de finales de verano (Fig. 8.47).

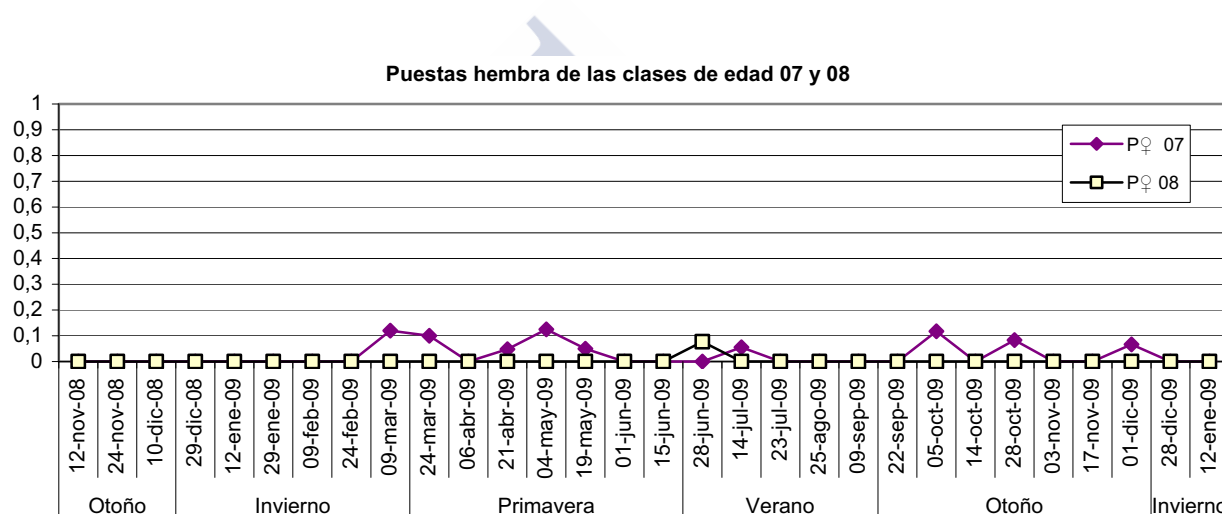


Fig. 8.47. Estacionalidad de las puestas hembra de las clases de edad 0 (08) y 1 año (07). P: Puestas.

Si vemos el desarrollo gametogénico de la fase hembra en invierno, vemos que hay individuos con ovocitos postvitelogénicos (Fig. 8.48), es decir, maduros, sin embargo, estos no se liberan al medio hasta el 9 de marzo. Es decir, en **invierno se retienen las puestas hembra**, aunque la fase hembra esté madura.

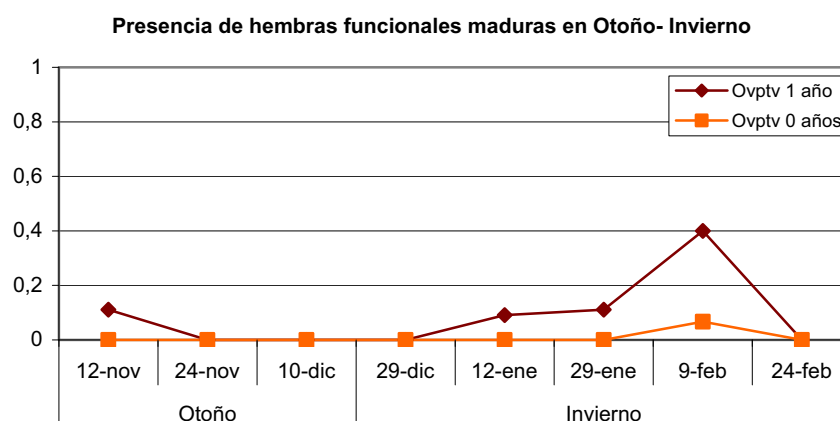


Fig. 8.48. Proporción de Hembras funcionales maduras de las clases de edad 1 año y 0 años durante el otoño y el invierno. Ovptv: Ovocitos postvitelogénicos.

Esta marcada estacionalidad en las puestas hembra indica que hay uno o más **factores ambientales limitantes** o umbrales. Los factores que determinan la estacionalidad en el mar son principalmente la temperatura del agua y el fotoperiodo.

Si comparamos la estacionalidad de las puestas hembra (Fig. 8.48), con los factores ambientales (Fig. 8.49) tenemos lo siguiente:

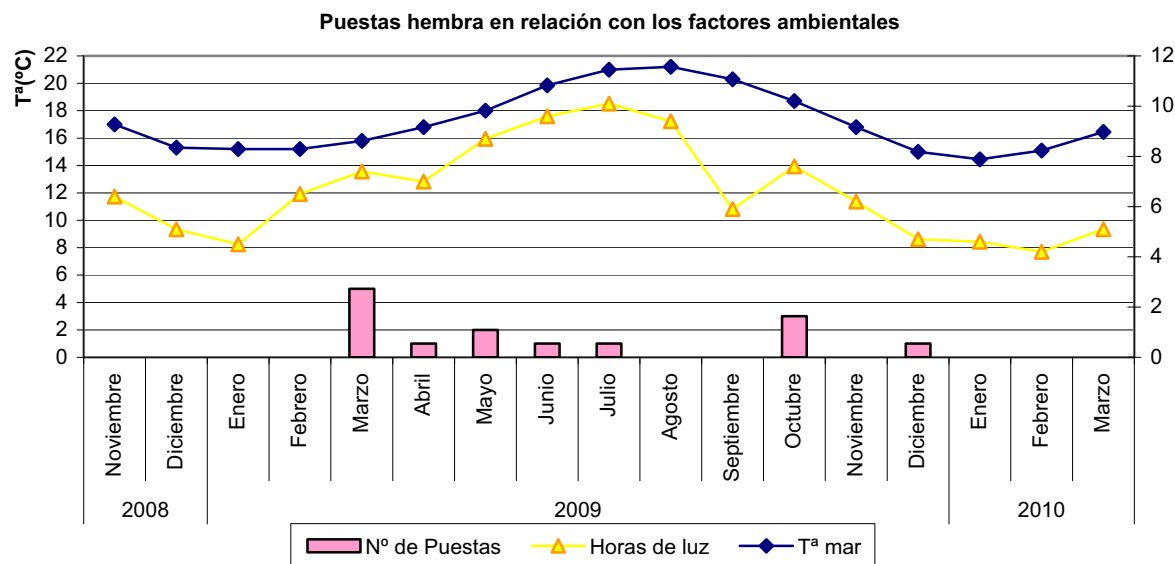


Fig. 8.49. Proporción de puestas hembra de la población 07 según las condiciones de temperatura del mar y el fotoperiodo.

Se puede ver que las puestas hembra se inician cuando se incrementa el fotoperiodo y la temperatura, y cesan cuando se reducen las horas de luz y baja la temperatura.

Parece ser que la **temperatura mínima** a la que aparecen las puestas es **16° C**, lo que concuerda con lo establecido por Orton (1933). En marzo la temperatura media es de, aproximadamente, 15,8° C, y la última puesta es en diciembre, y, aunque la temperatura media del mes es de 15° C, la puesta aparece a principios de mes, cuando la temperatura aún no descendió por debajo de los 16° C.

Respecto a las **horas de luz**, la primera puesta es en marzo, con 7,4 horas de luz, y la última en diciembre, con 4,2 horas de luz. **No** parece haber una **relación directa** entre las puestas hembra y las horas de luz.

Parece que lo que determina el periodo de puesta hembra es la temperatura, sin embargo el efecto limitante de la temperatura en las puestas hembra se estudiarán más detenidamente en el capítulo 9: Acondicionamientos.

En lo que respecta a la **edad**, esta también afecta al desarrollo de ambas fases sexuales:

- En **invierno** las puestas macho se reducen, pero este descenso es **más pronunciado en 0 años** que en 1 año de edad (Fig. 8.46).
- Las **puestas hembra** de los individuos de **0 años** de edad son mucho **más escasas** que las puestas hembra de los individuos de 1 año de edad (Fig. 8.47).
- Si vemos el **grado de desarrollo de la fase sexual hembra** en ambas clases de edad (Fig. 8.50), vemos que con **0 años** la proporción de fases a nivel de vitelogénesis y de ovocitos post-vitelogénicos (Fig. 8.50.a) es **mucho menor** que con 1 año de edad (Fig. 8.50.b).

- Está claro que con **0 años** de edad la **vitelogénesis** está **ralentizada internamente**. Esto puede deberse a una baja capacidad para la síntesis de vitelogenina, la cual se adquiere con la edad, como indica Osada et al (2003) para la especie *Patinopecten yessoensis*.

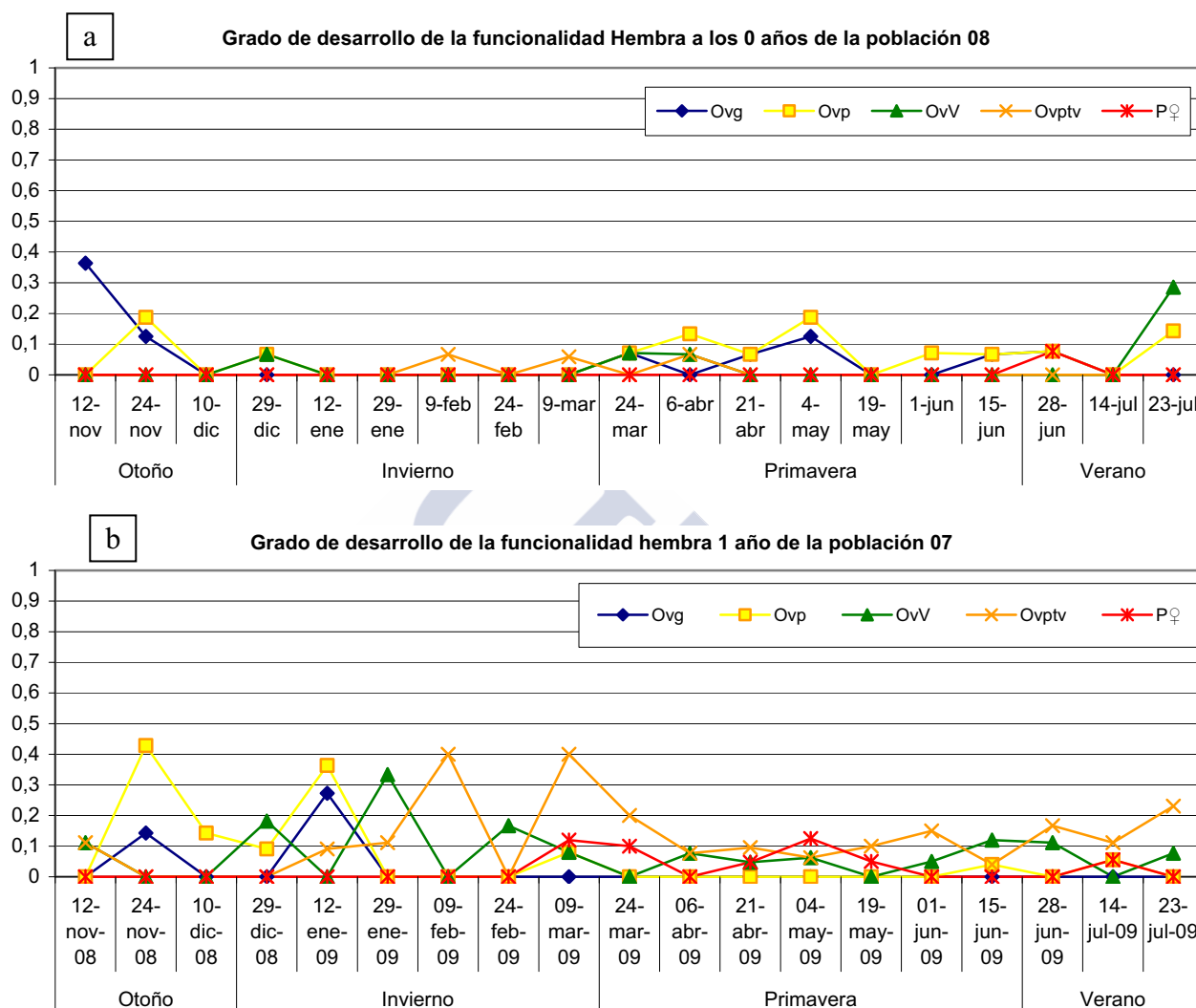


Fig. 8.50. Grado de desarrollo de la fase sexual funcional (funcionalidad) hembra de las Hembras puras en las clases poblacionales 08 (a) y 07 (b), con 0 y 1 año de edad.

Respecto a la **funcionalidad sexual** o sexo de *O. edulis*, esta tiene una **alta relación** con la **edad** de los animales (Fig. 8.51).

En el primer ciclo reproductor, **0 años** de edad, la funcionalidad **predominante** es la **macho**, la cual es la responsable de todas las puestas de esa clase edad (Fig. 8.46), con pequeñas excepciones de puesta hembra (Fig. 8.47). Estas puestas hembra del primer ciclo reproductor se dan en muy bajo porcentaje, es decir, muy pocas fases hembra consiguen madurar y poner, y las que lo logran generan ovocitos postvitelogénicos de tamaño muy reducido, lo que podría poner en duda su viabilidad.

Edad	Año 0				Año 1				Año 2	
Estación	Otoño	In- vier- no	Prima- vera	Vera- no	Otoño	Invierno	Prima- vera	Verano	Otoño	Invierno
Sexo predo- minante y RR										

Fig. 8.51. Esquema del sexo funcional de *Ostrea edulis*, en el medio natural, a lo largo de las estaciones y a distintas edades. Color negro: Indeterminados; Color rosa: funcionalidad hembra; Color azul; funcionalidad macho; Color rojo: estado de reposo-restauración (RR).

Si observamos la Fig. 8.51 vemos que la fase hembra puede ser funcional en el primer ciclo reproductivo (0 años de edad); sin embargo está predominantemente inmadura (Fig. 8.50.a).

La funcionalidad hembra con **0 años** de edad se debe a que, con la puesta macho, si no hay un rápido desarrollo de una nueva fase macho, la fase hembra se hace funcional, pero no llega a puesta; salvo pequeñas excepciones, es adelantada por la nueva fase macho en desarrollo. Es decir, en el primer ciclo reproductor, independientemente de los factores ambientales, el **cambio de fase sexual de macho a hembra no es efectivo**, la hembra, cuando pasa a ser funcional, no pone, simplemente se hace visible (Fig. 8.50.a).

A partir del primer ciclo reproductor (**1 y 2 años**), la funcionalidad hembra se hace más visible (Fig. 8.51), pero además la fase hembra funcional está madura y, en condiciones favorables, llega a puesta (Fig. 8.50.b). Es decir, en condiciones favorables los **cambios de funcionalidad de macho a hembra son efectivos**, ya que la fase hembra pone.

Esto indica que *Ostrea edulis* va adquiriendo capacidad para “ser hembra” con la edad, lo que convierte a la **edad** en el principal **factor determinante de sexo en *O. edulis***. De este modo, los individuos de **0 años** de edad serán predominantemente **machos funcionales**, los de **1 año** actuarán como **macho y como hembra**, y los de **2 años** serán predominantemente **hembras** (Fig. 8.51)

Por otro lado, es importante conocer cómo y cuándo se realizan los **cambios de funcionalidad**. Los cambios de funcionalidad ocurren cuando una fase funcional se libera en la **puesta**, convirtiendo a la fase no funcional, que se estaba desarrollando al mismo tiempo, en funcional.

En el caso de los **cambios de funcionalidad de hembra a macho**, siempre son **efectivos**, es decir, cuando una fase macho se hace funcional siempre llega a la puesta. Sin embargo, en los **cambios de funcionalidad de macho a hembra, no siempre son efectivos**. En el primer ciclo reproductor (**0 años**), la hembra funcional que surge de los cambios de funcionalidad es inmadura (Fig. 8.50.a), con lo que no pone, y es sobrepasada por la fase macho, es un caso de **cambio de funcionalidad no efectiva**. A partir del primer ciclo reproductor (**1 año ó 2 años**), la **efectividad** de los cambios de funcionalidad de macho a hembra **dependerá de los factores ambientales**; la fase hembra que se hace funcional con las puestas macho está madura (Fig. 8.50.b), pero sólo llegará a puesta cuando los factores ambientales sean favorables, sino será sobrepasada por la nueva fase macho.

La estacionalidad de las Clases sexuales:

En relación a esto, aunque aparentemente, lo importante es el sexo de los animales, es decir, la funcionalidad, también hay que destacar las **clases sexuales**, ya que estas reflejan, tanto la fase funcional como la no funcional, y nos permite prever la evolución del sexo antes de que esta ocurra.

Las clases sexuales presentan una cierta **estacionalidad** (Fig. 8.52), debido a que están determinadas por el número de fases en desarrollo y su grado de desarrollo; y a su vez, la velocidad de desarrollo de las fases sexuales es estacional (Fig. 8.45).

Edad	Año 0				Año 1				Año 2			
Estación	Otoño	Invierno	Primavera	Verano	Otoño	Invierno	Primavera	Verano	Otoño	Invierno		
Sexo predominante												
Clase sexual predominante y RR	I ♀ IS♂	IS♂	CFS♂→♀ IS♂	CFS♂→♀ ♀ RR	IS♂ →♀ ♀	CFS♂ →♀ IS♀ IS♂ IS♀ IS♂ IS♂	CFS♂→♀ IS♂	IS♀ IS♂ ♀ RR	CFS♂ →♀ IS♂	♀ IS♀	CFS♂→♀ ♀	IS♀

Fig. 8.52. Esquema del sexo funcional y de las clases sexuales de *Ostrea edulis*, en el medio natural, a lo largo de las estaciones y a distintas edades. Color negro: Indeterminados; Color rosa: funcionalidad hembra; Color azul; funcionalidad macho; Color rojo: estado de reposo-restauración. I: Indeterminado; ♀: Clase sexual hembra pura; IS♂: Clase sexual Intersexual macho; IS♀: Clase sexual Intersexual hembra; IS♂♀: Clase sexual Intersexual macho hembra; CFS♂→♀: Clase sexual Cambio de fase sexual de macho a hembra; RR: Reposo-Restauración.

En **Primavera**, independientemente de la edad, predomina la **funcionalidad macho**, con las clases sexuales **Intersexual macho** y **Cambio de Fase sexual de macho a hembra** durante las puestas (Fig. 8.52).

En **Verano**, independientemente de la edad, predomina la **funcionalidad hembra**, **inicialmente**, y luego el **Reposo- Restauración**. En **0 años**, las clases sexuales predominantes son **Cambio de Fase sexual de macho a hembra**, **inicialmente**, y **Hembra** después, y en **1 año**, **Intersexual macho** e **Intersexual hembra**, **inicialmente**, y **Hembra** después (Fig. 8.52). Esta diferencia se debe a que en 0 años de edad, la fase hembra está ralentizada, con lo que la macho la sobrepasa, y los Intersexuales hembra de 1 año de edad son Intersexuales macho en 0 años. Por otro lado, parece, que en 0 años, el desarrollo de nuevas series gametogénicas macho está más ralentizado que en 1 año, por eso a 0 años predominan los Cambios de fase sexual de macho a hembra (en la puesta macho no hay una nueva fase macho) y en 1 año Intersexuales macho (en la puesta macho hay una nueva fase macho en desarrollo).

En **Otoño**, en **0 años**, **inicialmente** predomina la **funcionalidad hembra**, luego, al desarrollarse la fase macho, se **equilibran**, para, a continuación **predominar la funcionalidad macho**. En **1 año**, **se alternan** las funcionalidades. En **2 años** (clase 07), predomina, **inicialmente** la **funcionalidad macho** y luego la **hembra**. Las clases sexuales predominantes en **0 años** son la **Hembra pura** y los **Cambios de Fase sexual de macho hembra**, **inicialmente**, y los **Intersexuales macho** luego. En **1 año**, predominan los **Intersexuales macho**, **inicialmente**, y los **Cambios de fase de sexual de macho a hembra** y las **Hembras puras** después. En **2 años**, predominan, **inicialmente**, los **Intersexuales macho** y los **Cambios de Fase sexual de macho a hembra** y las **Hembras puras** y los **Intersexuales hembra** después (Fig. 8.52).

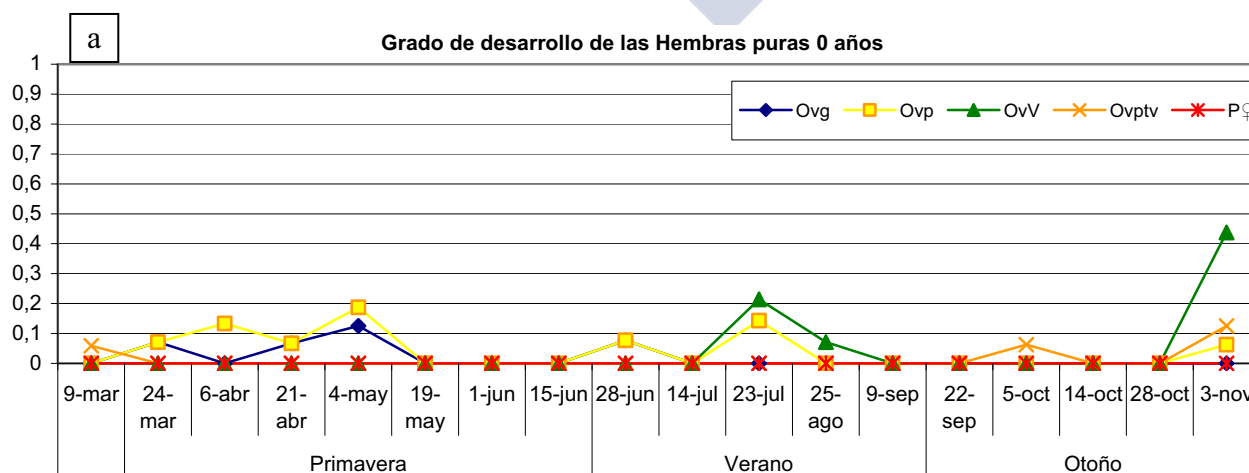
En **Invierno**, en **0 años** predomina la **funcionalidad macho**, con la clase sexual **Intersexual macho**. En **1 año**, hay una **alternancia** de las dos funcionalidades, determinada, inicialmente por las puestas macho y luego por las puestas macho y hembra. En un año, no hay ninguna clase sexual predominante, sino que están todas presentes. En los **2 años**, están las dos **funcionalidades equilibradas**, y luego **predomina la hembra**. Las clases sexuales predominantes, inicialmente son **Cambio de Fase sexual de macho a hembra** y **Hembra y luego Hembra e Intersexual hembra** (Fig. 8.52).

Si partimos de los **Intersexuales macho**, al llegar a **puesta** pueden suceder dos cosas:

- En condiciones favorables (**primavera- verano**) la nueva fase sexual macho se desarrolla rápidamente y con la puesta macho la **clase sexual Intersexual macho** se mantiene.
- En condiciones desfavorables (**invierno**) la nueva fase sexual macho tarda más en desarrollarse, con lo que los Intersexuales macho con la puesta pasan a **Cambio de fase sexual**.

A continuación de la clase sexual **Cambio de Fase sexual de macho a hembra** siempre va a surgir la clase sexual **Hembra pura**, y el comportamiento de esta dependerá de las condiciones ambientales:

- En **invierno**, es decir, en condiciones desfavorables, la puesta hembra está inhibida, con lo que, independientemente del grado de maduración de la Hembra pura, la fase macho surgirá lentamente, alcanzará y superará a la fase hembra, llegando a puesta antes que esta, como **Intersexual macho**. Aunque puede suceder que lleguen condiciones favorables antes de que el macho madure, en este caso, la hembra funcional llegaría a puesta en forma de Intersexual hembra.
- En **primavera, verano y otoño**, en condiciones favorables se comportará de distinta manera según la edad, en **0 años** (Fig. 8.53.a), la Hembra pura que surja será inmadura, por lo que la fase macho la alcanzará (**IS σ° ϕ°**) y la superará (**IS σ°**), con lo que la Hembra no llegará a puesta. Sin embargo, en clase de **edad 1** (Fig. 8.53.b) ó **2 años**, la Hembra pura estará, generalmente madura, con lo que llegará a puesta. Sin embargo, también pueden darse dos situaciones, que ponga como **Hembra pura**, es decir, sin que surja la fase macho, o como **Intersexual hembra**, que surja la fase macho. Que surja o no la nueva fase macho depende de las condiciones ambientales y del grado de maduración de la fase hembra.



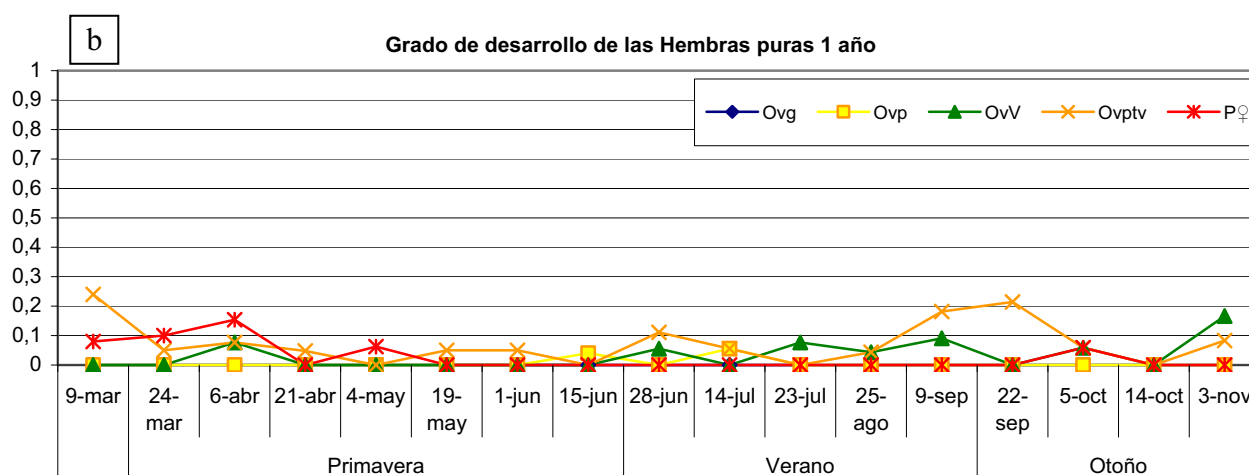


Fig. 8.53. Grado de desarrollo de la fase sexual hembra de las Hembras puras de las clases de edad 0 años (a) y 1 año (b) de edad durante la primavera, verano y otoño.

En **invierno**, después de un pico de **Hembras puras**, surge un pico de **Intersexuales macho-hembra** (Fig. 8.20b, 8.28b y 8.37b), ya que, aunque las dos fases están ralentizadas por factores ambientales, la hembra también lo está intrínsecamente, con lo que la fase macho la alcanza. En individuos de **0 años**, las fases de los Intersexuales macho-hembra estarán inmaduras, ya que con esta edad la fase hembra está en meiosis o vitelogénesis, y la macho la alcanza en este punto. Mientras que en los individuos de 1 año de edad, las fases estarán maduras, ya que la fase hembra estará, mayoritariamente en postvitelogénicos o en vitelogénicos tardíos.

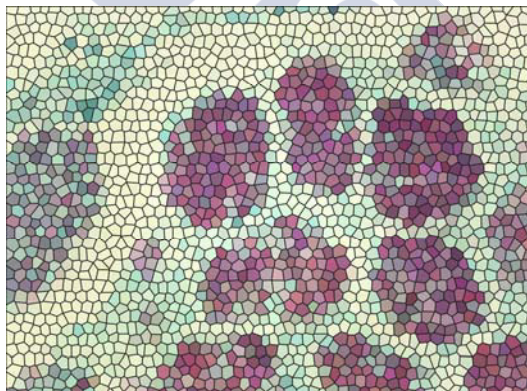
A partir de 1 año de edad se pueden encontrar fases sexuales hembra maduras, ya sean visibles (funcionales) o no. Si a estas **hembras maduras** les aplicamos unas **condiciones ambientales favorables**, simulando el inicio del verano, se podrán obtener **puestas**.

El **desarrollo de la fase hembra está enmascarada**, normalmente, **por el desarrollo de la fase macho**; cuanto más favorecido esté el desarrollo de la fase macho mayor será este enmascaramiento, y al contrario, cuanto menos favorecido esté el desarrollo de la fase macho, más visible será la hembra.

Independientemente de las condiciones ambientales, la **hembra siempre se hará visible después de una puesta macho**. Una excepción a esto puede ser la primavera de 0 años, ya que el macho está favorecido en su desarrollo doblemente, es decir, por las condiciones ambientales y por el lento desarrollo intrínseco de la hembra. De esta manera, con la puesta macho ya se está desarrollando otra etapa de la fase sexual macho nueva que adelanta rápidamente a la hembra inmadura, sin permitir que esta se haga visible.

CAPÍTULO 9:

ACONDICIONAMIENTOS





Como ya se vio en el capítulo 8, el ciclo reproductor de *O. edulis* en el Mediterráneo es altamente dependiente de los factores ambientales.

La **disponibilidad de alimento** parece ser el **factor limitante** del **desarrollo gametogénico**, ya que, a finales de julio y agosto, cuando hay escasez de alimento, se detiene totalmente el desarrollo. Esta dependencia de alimento también se vio en otras especies de bivalvos, como *Andara trapezia* y *Anomia descripta*, que ponen en la época de máxima disponibilidad de alimento (Hadfield and Anderson, 1988). *Cerastoderma edule* (berberecho) tiene desarrollo gonadal en invierno si las reservas energéticas son suficientes (Navarro y col., 1989).

Por otro lado, esta especie tiene una **alta estacionalidad**, más marcada en la **fase hembra**, que no pone en condiciones desfavorables, que en la macho, que pone durante todo el año, pero con distinta velocidad de desarrollo.

Los factores que determinan las estaciones son la **temperatura** (*A. trapezia* entra en gametogénesis en verano, cuando la temperatura del agua sube (Hadfield and Anderson, 1988)) y el **fotoperiodo**. Pero se desconoce si estos dos factores actúan conjunta o aisladamente, y cómo lo hacen.

Para determinar el efecto de estos dos factores sobre el desarrollo gonadal se planificaron experimentos que reproducían las **condiciones desfavorables** de luz y temperatura (invierno), **favorables** de luz y temperatura (primavera) y **mixtas**, favorables de luz y desfavorables de temperatura e inversa.

Existen numerosos estudios sobre el efecto de la temperatura sobre el desarrollo del ciclo reproductor, pero no sobre el efecto del fotoperiodo independiente de la temperatura. Sobre esta base y con los resultados del acondicionamiento 1 se elaboraron los acondicionamientos 2 y 3, donde se reprodujeron distintas condiciones de luz.

Todos estos acondicionamientos se llevaron a cabo con dos clases de edad, la de 0 años y la 1 año, dada la gran influencia que demostró tener la edad sobre el ciclo reproductor en el medio natural.

Una parte de los Resultados incluidos en este Capítulo han sido publicados en el trabajo de revisión J. Espinosa y Col., 2015.

Al igual que se hizo en el capítulo anterior, y con el fin de simplificar los pies de figura, los acrónimos y símbolos están indicados en la primera figura de cada epígrafe, siendo estos válidos para las gráficas que las siguen.

También recordar, que el eje de ordenadas indica la proporción de individuos en tanto por uno.

9.1. Acondicionamiento 1: Efecto del fotoperiodo, la temperatura y la edad.

Se combinan los factores de luz, favorable (**16 horas de luz**) y desfavorable (**8 horas de luz**) y de temperatura (Fig. 3.8), favorable (**18° C**) y desfavorable (**14° C**), en dos clases de edad (**0 años** y **1 año**) (Fig. 9.1).

Este es el esquema de los acondicionamientos:

	0 años		1 año	
	Frío	Calor	Frío	Calor
Fotoperiodo corto	Fc	Cc	Fc	Cc
Fotoperiodo largo	Fc	Cl	Fl	Cl

Fig. 9.1. Tabla resumen de los factores aplicados en el primer acondicionamientos. F: frío (aproximadamente 14°C); C: calor (aproximadamente 18° C); c: fotoperiodo corto (8 horas de luz); l: fotoperiodo largo (16 horas de luz).

A continuación se observó el efecto de estos factores sobre el desarrollo de las fases sexuales (FS) y sobre el sexo y clases sexuales, en relación al medio natural.

9.1.1 Efecto del acondicionamiento 1 sobre el desarrollo de las Fases Sexuales

Las condiciones de **Frío y fotoperiodo corto** (Fc) reproducen las condiciones desfavorables del **invierno**, donde, el nivel de actividad gonadal o reproductora es baja.

En el caso del Mediterráneo, las condiciones de invierno no son muy rigurosas, y los animales no detienen completamente su desarrollo. Hay un porcentaje de animales que entran en Reposo- restauración, pero este es menor que el reposo de verano. Sin embargo, en regiones del Norte, como Irlanda (Wilson y Simmons, 1985) o Inglaterra (Cole, 1941), donde las condiciones de invierno son más rigurosas, muy baja temperatura de agua, pocas horas de luz y escasez de alimento, la actividad reproductora se reduce a cero, representando el mayor pico de Reposo-restauración de la población de *Ostrea edulis*.

En este caso, al reproducir las condiciones ambientales del invierno mediterráneo, se espera una reducción del desarrollo, pero sin detenerlo totalmente.

Las condiciones de **Calor y fotoperiodo largo** (Cl) reproducen las condiciones favorables de **primavera**, con el máximo de actividad gonadal, con lo que, se espera un incremento del desarrollo gametogénico con relación al medio natural.

Y, por último, en los experimentos de **condiciones mixtas** (Fl y Cc), se pretende determinar el efecto de la luz y la temperatura de manera **desacoplada**, y en que punto del desarrollo gametogénico actúan, si es que lo hacen.

➤ Población acondicionada y su evolución en el medio Natural

A continuación se describe el grado de desarrollo de las dos clases de edad en el momento en que una muestra se pone a acondicionar (10 de diciembre del 08, Fig. 9.2 y 9.3) y su evolución en el medio natural. De esta forma se podrá comparar el efecto de los acondicionamientos en relación al medio.

Hay que tener en cuenta que el medio natural está en invierno, con lo que los animales se están desarrollando en condiciones desfavorables.

Ambas clases de edad, 0 años y 1 año, tienen, mayoritariamente, desarrollo gametogénico en el momento de iniciar el acondicionamiento (Fig. 9.2 y 9.3).

- Clase de edad 0 años

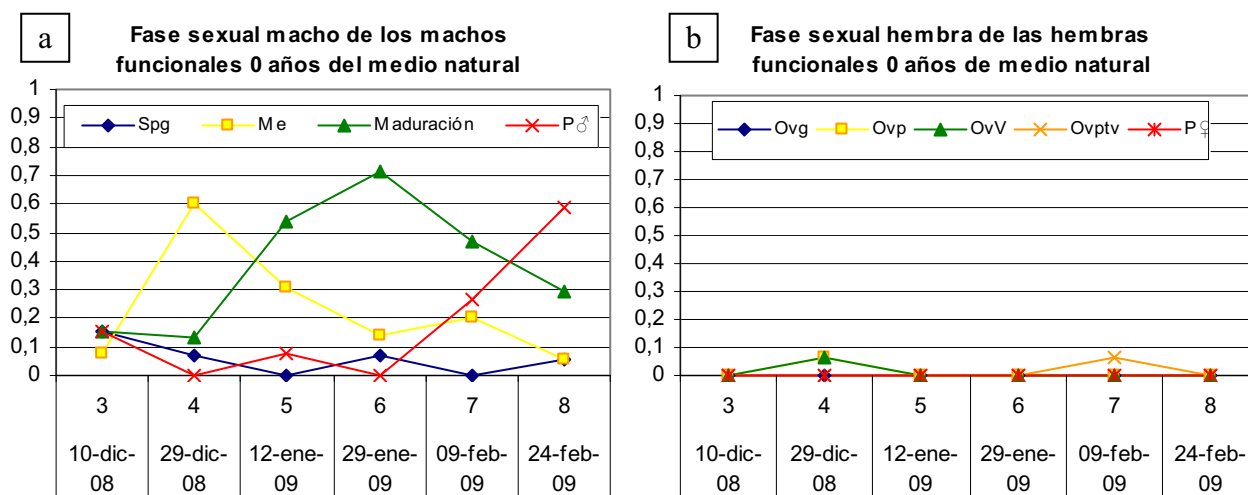


Fig. 9.2. Grado de desarrollo de las fases sexuales macho (a) y hembra (b) de 0 años de edad en el medio natural durante el primer acondicionamiento. Spg: Espermatogonia; Me: meiosis; Ma: maduración; P♂: puesta macho; Ovg: Ovogonia, Ovp: Ovocito previtelogénico; OvV: Ovocito vitelogénico; Ovptv: Ovocito postvitelogénico; P♀: Puesta hembra.

En la clase 0 años de edad, en el momento en que los animales se ponen a acondicionar (10-dic-08), hay individuos **macho funcionales** (Fig. 9.2.a) con toda la serie de desarrollo gamético, incluida la puesta. A continuación el porcentaje de meiosis se incrementa, en el muestreo siguiente, pasan a maduración y, en el último muestreo a puesta. Esto significa que durante el acondicionamiento, en el medio natural se completa un ciclo gamético macho. También hay pequeños picos de espermatogonias, lo que indica lenta génesis de nuevas series gametogénicas macho.

Sin embargo, se parte de una población sin **hembras funcionales**, y con un 46% de **indeterminados**. En un primer momento aparece un pequeño porcentaje de hembras funcionales en ovocitos vitelogénicos, desaparecen y vuelven a aparecer maduras, con ovocitos postvitelogénicos (Fig. 9.2.b). Esto indica que la hembras funcionales son muy escasas en el medio natural, tanto que a veces no se detectan en los muestreos.

- Clase de edad 1 año

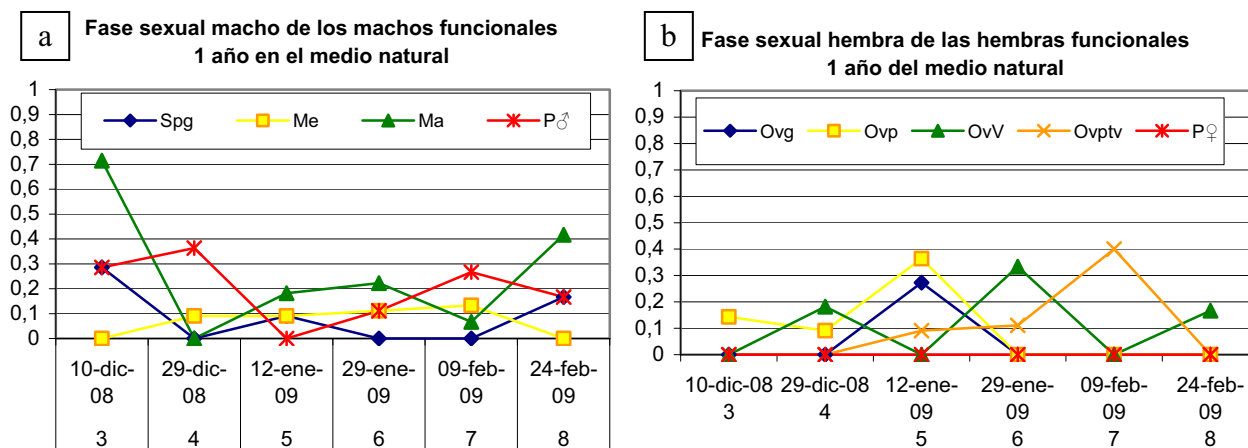


Fig. 9.3. Grado de desarrollo de las fases sexuales macho (a) y hembra (b) de 1 año de edad en el medio natural.

En la población de un año de edad, partimos de una población donde la **fase sexual macho funcional** está predominantemente en maduración, puesta y espermatogonias (Fig. 9.3.a). A continuación la maduración se convierte en puesta. Hay aporte regular de espermatogonias que pasan a meiosis, y estas lentamente a maduración, lo que permite nuevas puestas. Con lo que, en el medio natural hay dos picos de puestas macho durante el tiempo de acondicionamiento, aunque el primero corresponde a animales que ya estaban maduros.

La **fase sexual hembra funcional** tiene mucha más presencia en la población de un año que el la de cero años. Partimos de hembras funcionales en ovocitos previtelogénicos. Parte de ellos pasan a vitellogénicos y luego, lentamente a postvitellogénicos. Un aporte de ovogonias permite que los previtelogénicos aumenten lentamente y pasen, también lentamente a vitellogénicos y luego a maduros, aunque no hay puesta hembra.

➤ Condiciones desfavorables (Fc)

- Clase de edad 0 años

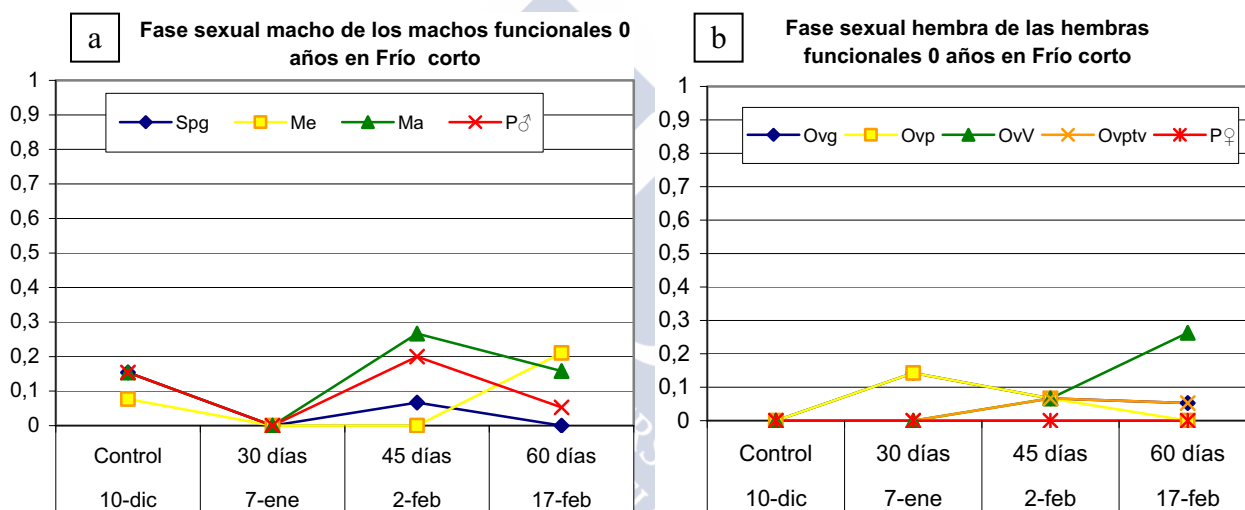


Fig. 9.4. Grado de desarrollo de las fases sexuales (a) y hembra (b) de 0 años de edad en condiciones de baja temperatura (frío) y fotoperiodo corto.

A los 30 días de acondicionamiento no hay **fase sexual macho funcional**. La meiosis no empieza a ascender hasta los 75 días de acondicionamiento (meiosis ralentizada), no hay aporte de espermatogonias hasta los 60 días; y la maduración y puesta son mucho menores. Es decir, respecto al medio natural, la fase macho se atrasa en el desarrollo, surge una nueva fase retardada que madura lentamente y el porcentaje de puestas macho es mucho menor que el medio natural.

En cambio, la **fase sexual hembra** está aparentemente favorecida, hay un pico inicial de ovogonias que se mantienen a lo largo de todo el acondicionamiento y un pico de ovocitos previtelogénicos que pasan lentamente a vitellogénicos. También surgen maduros (postvitellogénicos) pero se mantiene así, sin que haya puesta.

En vez de surgir vitellogénicos, como en el medio natural (Fig. 9.2.b), inicialmente hay previtelogénicos (Fig. 9.4.b); asimismo, los ovocitos previtelogénicos pasan muy lentamente a vitellogénicos, lo que indica que la vitellogénesis está más ralentizada que en el medio natural.

Por otro lado, las ovogonias que surgen se acumulan y mantiene durante todo el acondicionamiento (Fig. 9.2.b), lo que indica una ralentización de la meiosis.

Por último, aunque hay fase hembra madura (Ovptv), no hay puestas (Fig. 9.4.b), lo mismo que ocurre en el medio natural (Fig. 9.4.b); esto indica que la puesta hembra está inhibida, tanto en el medio natural como en el acondicionamiento.

La fase sexual hembra es más visible debido al desarrollo más lento de la fase macho (Fig. 9.4)

- Clase de edad 1 año

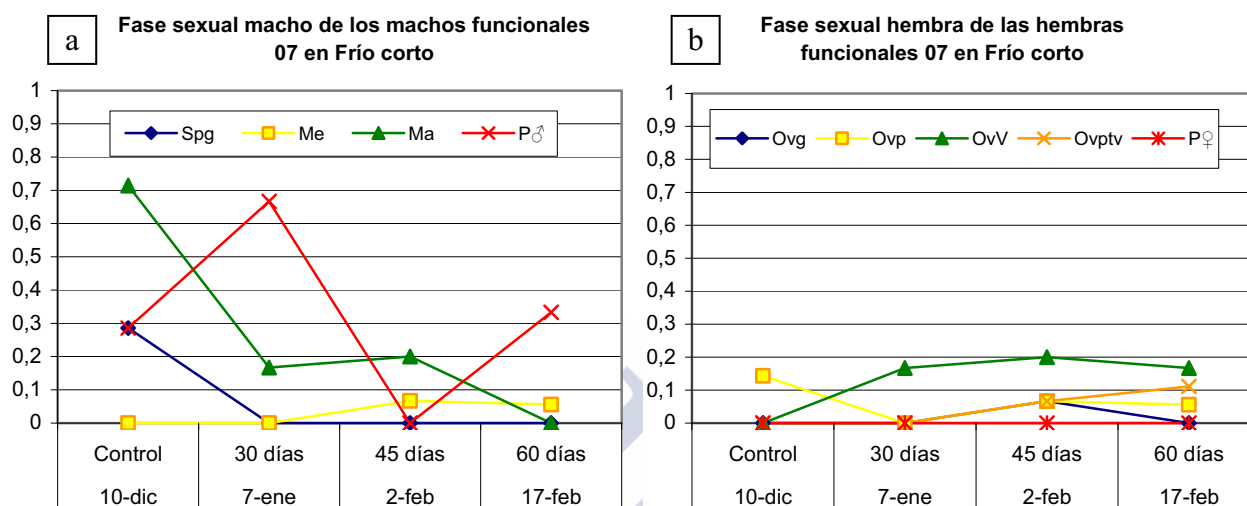


Fig. 9.5 Grado de desarrollo de las fases sexuales macho (a) y hembra (b) de 1 año de edad en condiciones de baja temperatura (frío) y fotoperiodo corto.

En **fase sexual macho**, el pico de maduración (Fig. 9.5.a) se reduce más lentamente que en medio natural (Fig. 9.3.a) y las puestas macho se acumulan, ya que suman los individuos que ya estaban en puesta con los que pasan de maduración a puesta. Además, el segundo pico de puesta se corresponde a individuos que inician el acondicionamiento en maduración. Todo esto indica que la maduración y puesta macho están ralentizados respecto al medio natural.

A su vez, desaparecen los picos de espermatogonias que se ven en el medio natural (Fig. 9.3.a), lo que indica que el desarrollo de nuevas fases sexuales macho está más desfavorecida que en el medio natural. Al no aparecer el pico de espermatogonias, la proporción de meiosis también se ve reducida y no alcanzan madurez antes del final del acondicionamiento (Fig. 9.5.a).

Por otro lado, en la **fase sexual hembra**, los ovocitos previtelogénicos iniciales pasan a vitelogénicos, donde se mantienen, y no es hasta el final del acondicionamiento que empiezan a pasar a postvitelogénicos, sin que se produzca puesta. Es decir, la maduración hembra está desfavorecida respecto al medio natural, donde aparece madurez (Ovptv) el 12 de enero (Fig. 9.3.b).

El pico de ovogonias es más tardío (casi un mes) en acondicionamiento (Fig. 9.5.b) que en el medio natural (Fig. 9.3.b), lo que indica que el desarrollo de nuevas fases sexuales hembra está ralentizado en acondicionamiento.

Los ovocitos previtelogénicos se mantienen sin pasar a vitelogénicos (Fig. 9.5.b), como ocurre en el medio natural (Fig. 9.3.b), es decir, la vitelogénesis está ralentizada.

Resumen de los efectos del acondicionamiento Frío corto sobre el desarrollo de las fases sexuales (FS) a través de sus series gametogénicas (SG), independientemente de la edad

SG ♂: Desarrollo de nuevas series gametogénicas macho ralentizado, meiosis ralentizada, maduración y puestas ralentizadas.

SG ♀: Desarrollo de nuevas series gametogénicas hembra ralentizado, meiosis hembra ralentizada, vitelogénesis, maduración y puestas ralentizadas.

Se confirma la teoría de que las condiciones desfavorables del **invierno**, aunque dispongan de **alimento ad libitum**, **desacelera** el desarrollo de las **fases sexuales** macho y hembra.

Respecto a la edad, parece que los individuos de **0 años** de edad están **menos ralentizados** que los de 1 año. Los machos funcionales de 1 año no son capaces de desarrollar una nueva fase sexual, mientras que los de 0 años lo hacen, aunque más lentamente que en el medio natural. En la hembra no se ve tan claramente porque en 0 años el menor desarrollo de la fase macho hace más visible a la hembra.

➤ Condiciones favorables (CI)

Al igual que al reproducir las condiciones desfavorables del invierno se esperaba una reducción del desarrollo gamético, al reproducir las condiciones favorables de la **primavera-verano** se espera un mayor desarrollo.

- Clase de edad 0 años

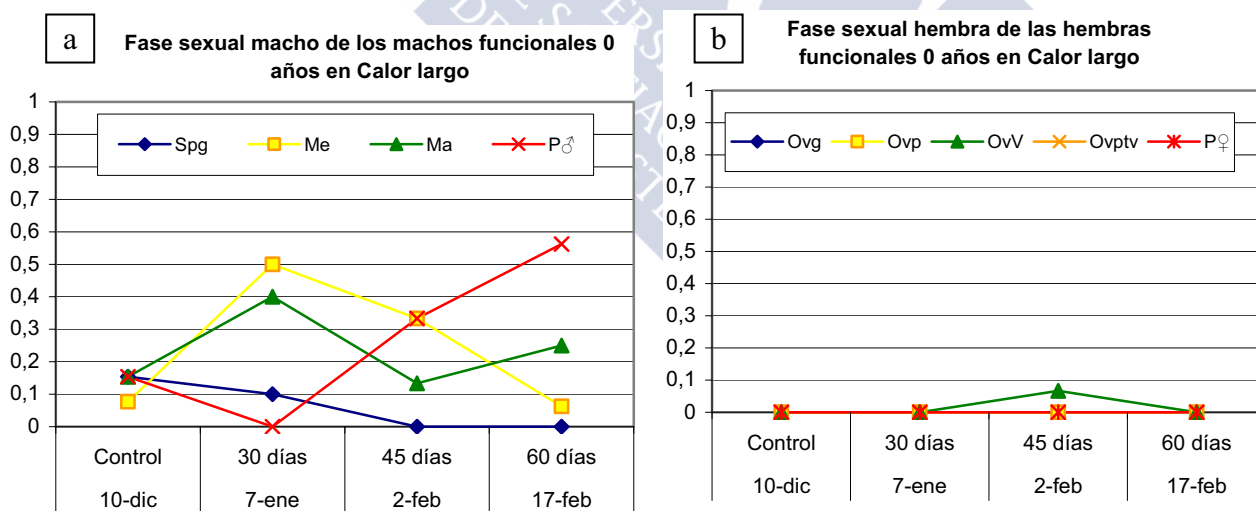


Fig. 9.6. Grado de desarrollo de las fases sexuales macho (a) y hembra (b) de 0 años de edad en condiciones de alta temperatura (calor) y fotoperiodo largo.

La **fase macho**, respecto al medio natural (Fig. 9.2.a) la maduración y puesta macho (Fig. 9.6.a) aparece antes. Lo que indica que la maduración y puesta macho están aceleradas.

El pico de meiosis es menor, sin embargo, y lo es porque pasa más rápidamente a maduración. No se observa el pico de espermatogonias del 29 de enero del medio natural (Fig. 9.2.a); sin embargo hay un segundo aporte de meiosis, lo que indica que el desarrollo de nuevas fases macho está acelerado

en relación al medio natural, al igual que la meiosis. Esta nueva fase que surge es capaz de madurar y poner antes del final del acondicionamiento. Se completan dos ciclos gametogénicos macho.

Sin embargo, la **fase sexual hembra** parece estar ralentizada, ya que no se observan ovocitos maduros (Fig. 9.6.b); sin embargo, es una falsa apariencia, ya que, al igual que ocurre en el medio natural, el número de hembras funcionales, y por lo tanto de fase sexual hembra funcionales es muy reducido, y, en el último muestreo no hay hembras funcionales.

- Clase de edad 1 año

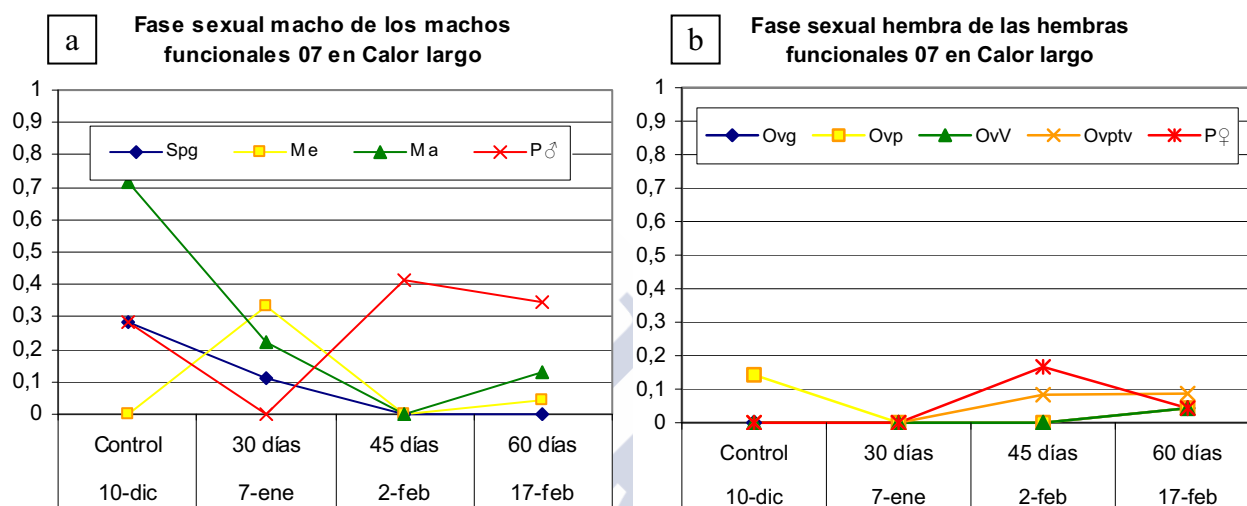


Fig. 9.7. Grado de desarrollo de las fases sexuales macho (a) y hembra (b) de 1 año de edad en condiciones de alta temperatura (calor) y fotoperiodo largo.

En la **fase sexual macho**, las puestas son más rápidas (Fig. 9.7.a) que en el medio natural (Fig. 9.3.a). Aparece un pico de meiosis que hace que la maduración no llegue a cero, y a continuación ya se observan puestas macho (Fig. 9.7.a). Esto indica que los ciclos gaméticos son tan rápidos que no nos da tiempo a observar los picos intermedios. La meiosis está acelerada, al igual que la maduración y las puestas. Se completan 2 ciclos gametogénicos macho.

Respecto a la **fase sexual hembra**, los previtelogénicos pasan rápidamente a postvitelogénicos y puesta, surgiendo de nuevo vitelogénicos y previtelogénicos (Fig. 9.7.b). Al igual que la SG ♂, la hembra está muy acelerada en su desarrollo, la meiosis hembra está favorecida, ya que surgen nuevos previtelogénicos, la vitelogénesis está acelerada, el paso de OvV a maduros, y de estos a puesta hembra es más rápido que en el medio natural, donde no se alcanza la puesta (Fig. 9.3.b). Se completa un ciclo gametogénico hembra con puesta y se inicia otro hasta vitelogénicos.

Resumen de los efectos del acondicionamiento Calor largo sobre el desarrollo de las fases sexuales (FS) a través de sus series gametogénicas (SG), independientemente de la edad

SG ♂: Desarrollo de nuevas series gametogénicas favorecido, meiosis acelerada, maduración y puestas aceleradas. Se consigue completar 2 ciclos gaméticos.

SG ♀: Meiosis hembra, vitelogénesis, maduración y puestas aceleradas. En el caso de la población de 1 año de edad, se consigue completar un ciclo gametogénico hembra con puesta.

Al igual que con el frío corto, el calor largo tiene el mismo efecto en la población de 1 año (Fig. 9.7) que en la de 0 años (Fig. 9.6); la diferencia está en la fase sexual hembra. Como ya se explicó, el primer desarrollo gonadal de *Ostrea edulis* es preferentemente macho (Fig. 8.20.a). La **fase sexual hembra** está **intrínsecamente desfavorecida** frente al macho con **0 años** de edad, es decir las fases sexuales hembra surgen pero se mantienen sin madurar. Esto hace que, al estimular ambas fases con calor y luz, el macho aumente su desarrollo (Fig. 9.6.a), mientras que la hembra, de 0 años de edad, no, debido al factor edad (Fig. 9.6.b).

Está claro que el frío (baja temperatura) con fotoperiodo corto desacelera el desarrollo de las fases sexuales, y que el **calor** (alta temperatura) con **fotoperiodo largo** lo **acelera**, en los puntos de **meiosis macho y hembra, vitelogénesis, maduración macho y hembra y puesta macho y hembra**.

Sin embargo desconocemos si este efecto es el resultado conjunto de los dos factores, o si su acción es independiente y diferente.

Para averiguarlo combinamos factores favorables de fotoperiodo (largo) con factores desfavorables de temperatura (frío) e inversa.

➤ Temperatura desfavorable y fotoperiodo favorable (FI)

- Clase de edad 0 años

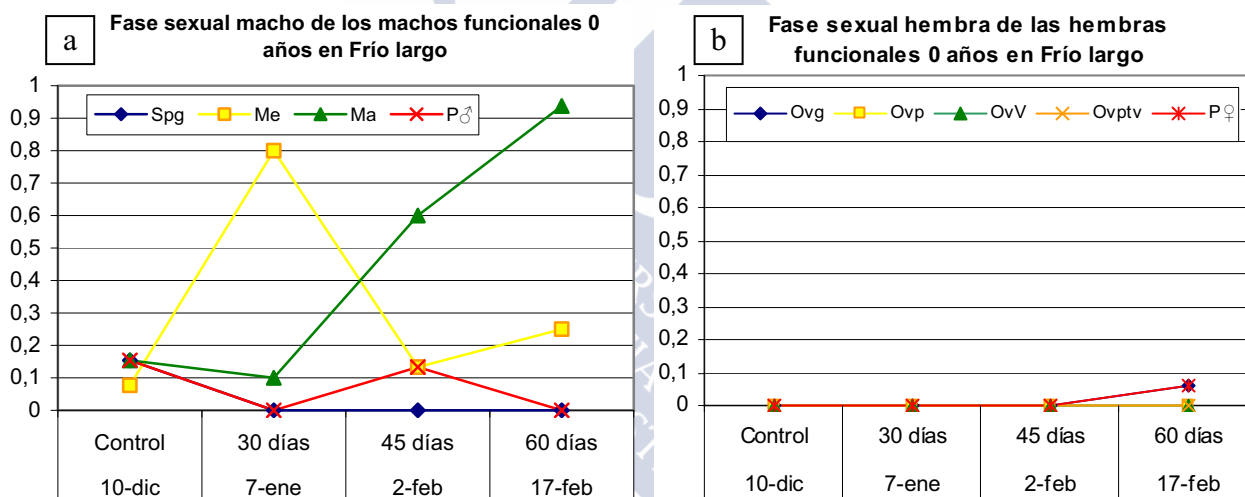


Fig. 9.8. Grado de desarrollo de las fases sexuales macho (a) y hembra (b) de 0 años de edad en condiciones de baja temperatura (frío) y fotoperiodo largo.

En la **fase macho**, el pico de meiosis (Fig. 9.8.a) aparece antes que en el medio natural (Fig. 9.2.a), y es mayor; sin embargo la maduración surge más tarde, se acumula y prácticamente no hay puestas. Pero tras el escaso porcentaje de puestas macho aparecen nuevamente meiosis (Fig. 9.8.a), lo que indica el desarrollo de una nueva fase macho.

Esto indica que el proceso está favorecido en la primera mitad del desarrollo, aparición de nuevas fases sexuales y meiosis; pero desfavorecido en la segunda mitad, maduración y puesta. Por eso el pico de meiosis es más alto y hay acumulación de individuos frenados a la entrada de la maduración.

Un pequeño porcentaje de la población de machos funcionales consigue completar un ciclo gameotogénico con puesta.

Respecto a la **fase hembra**, está enmascarada por la fase macho, es decir, no hay hembras funcionales hasta el final del acondicionamiento, donde aparece una puesta y ovogonias (Fig. 9.8.b). No se

puede explicar el proceso, ya que no se ve, sin embargo se puede decir que, respecto al medio (Fig. 9.2.b), al final del acondicionamiento surge una nueva fase sexual hembra, cosa que no ocurría en el medio natural y hay puesta, cuando en el medio sólo se alcanza la madurez.

- Clase de edad 1 año

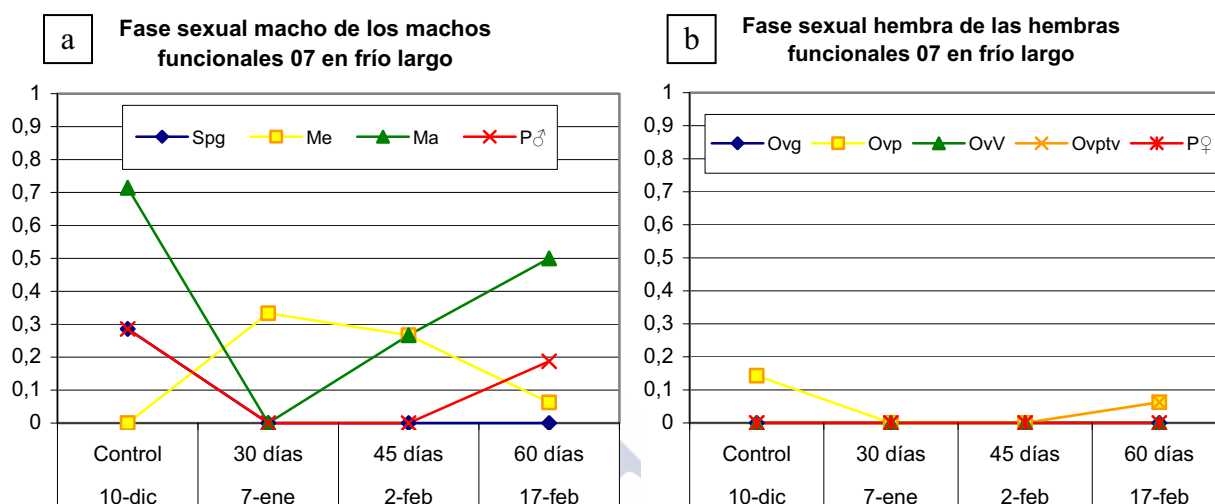


Fig. 9.9. Grado de desarrollo de las fases sexuales macho (a) y hembra (b) de 1 año de edad en condiciones de baja temperatura (frío) y fotoperiodo largo.

Al igual que en la clase de edad 0 años (Fig. 9.8.a), en la clase 1 año (Fig. 9.9.a), en la **fase macho**, aparece un pico de meiosis inicial mayor que el del medio natural. Sin embargo, la maduración es más lenta y las puestas son tardías y en menor proporción. Al igual que en 0 años de edad, la primera mitad del desarrollo está favorecido, mientras que la segunda mitad está desfavorecido. El efecto sobre el desarrollo de nuevas series gametogénicas macho no es tan claro, ya que los individuos de la clase de edad 1 año están predominante maduros o en maduración.

Un pequeño porcentaje de la población de macho funcional completa un ciclo con puesta.

La **fase hembra**, al igual que con 0 años de edad (Fig. 9.8.b), con 1 año de edad (Fig. 9.9.b) está enmascarada por la fase macho, y sólo se hace visible con las puestas macho. Al final del acondicionamiento se observa el desarrollo de una nueva fase hembra en forma de previtelogénicos, sin embargo no hay puesta de la fase que entra en el acondicionamiento como previtelogénico.

Parece ser que, al igual que en la fase macho (Fig. 9.9.a), el desarrollo de la primera mitad de la fase hembra (Fig. 9.9.b) está favorecido, mientras que la segunda (maduración y puesta) está desfavorecido.

Resumen de los efectos del acondicionamiento Frío largo sobre el desarrollo de las fases sexuales (FS) a través de sus series gametogénicas (SG), independientemente de la edad

SG ♂: Desarrollo de nuevas series gametogénicas favorecido, Meiosis acelerada, Maduración y Puestas desaceleradas. Un bajo porcentaje de la población completa 1 ciclo gametogénico.

SG ♀: Se puede decir poco, ya que la fase hembra está enmascarada por un mayor desarrollo de la fase macho.

El **desarrollo de nuevas series gametogénicas** está **favorecido**, al igual que la **meiosis** (en 0 años de edad se observa un pico de ovogonias (Fig. 9.8)). La **maduración** está **desfavorecida**.

➤ **Temperatura favorable y fotoperiodo desfavorable (Cc)**

- **Clase de edad 0 años**

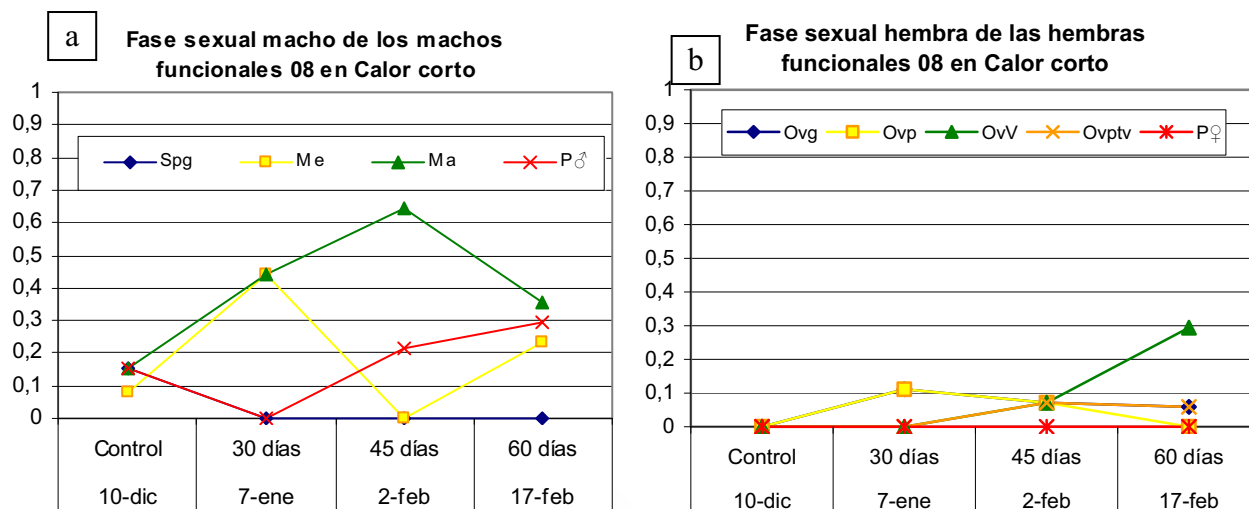


Fig. 9.10. Grado de desarrollo de las fases sexuales macho (a) y hembra (b) de 0 años de edad en condiciones de alta temperatura (calor) y fotoperiodo corto.

En la **fase sexual macho**, el pico de maduración y puestas (Fig. 9.10.a) aparece antes que en el medio natural (Fig. 9.2.a). La proporción de meiosis es mucho menor que en el medio natural, ya que pasan rápidamente a maduración. Al final del acondicionamiento surge un pico de meiosis (Fig. 9.10.a) equivalente al del medio natural (Fig. 9.2.a). Es decir, no hay diferencia en la primera mitad del desarrollo, pero la segunda está favorecida en el acondicionamiento.

La **fase sexual hembra** (Fig. 9.10.b) es más visible que en el medio natural (Fig. 9.2.b). Los vitelogénicos surgen más tarde y se acumulan. Surgen ovogonias que se mantiene sin pasar a previtelogénicos. La madurez surge pronto, pero no hay puesta.

- **Clase de edad 1 año**

En este caso se contabilizaron los individuos parasitados, ya que eran todas Hembras puras, y en caso de eliminarlas se distorsionarían los resultados.

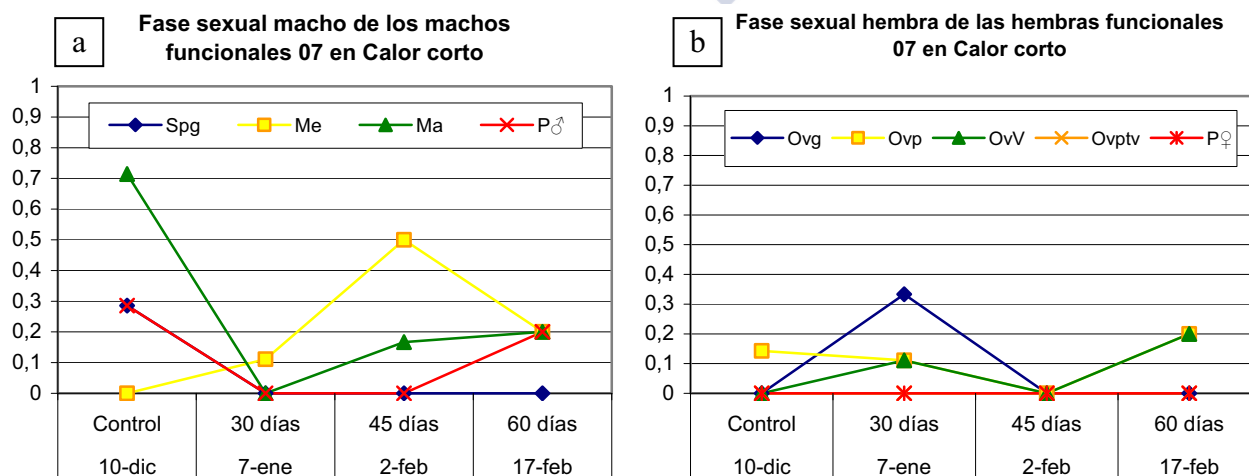


Fig. 9.11. Grado de desarrollo de las fases sexuales macho (a) y hembra (b) de 1 año de edad en condiciones de alta temperatura (calor) y fotoperiodo corto.

En la **fase sexual macho**, la madurez y las puestas son tan rápidas que a los 30 días ya no se recogen (Fig. 9.11.a.). Por una vez, a los 30 días es la hembra la que enmascara al macho, ya que, tras las puestas macho, el desarrollo de nuevas series gametogénicas macho es muy lento. Las meiosis se acumulan, aunque, cuando pasan progresivamente a maduración, esta es rápida y aparecen puestas.

La primera mitad de desarrollo de la fase está ralentizada y la segunda favorecida, lo que permite que haya otra puesta macho al final del acondicionamiento (Fig. 9.11.a).

La **fase sexual hembra** está ralentizada respecto al medio natural (Fig. 9.3.b), las ovogonias se acumulan en vez de entrar en meiosis, hay una menor proporción de meiosis que en el medio natural y se mantienen en vez de entrar en vitelogénesis y la vitelogénesis se acumula en vez de madurar.

La fase sexual hembra está ralentizada en la primera mitad de su desarrollo (meiosis y vitelogénesis).

Resumen de los efectos del acondicionamiento Calor corto sobre el desarrollo de las fases sexuales (FS) a través de sus series gametogénicas (SG), independientemente de la edad

SG ♂: Aparición de nuevas series gametogénicas macho desfavorecida, maduración y puestas aceleradas. Un porcentaje de la población completa 1 ciclo gametogénico.

SG ♀: Meiosis ralentizada y vitelogénesis retardada.

Las dos clases de edad se comportan del mismo modo, lo único que las diferencia es su grado de desarrollo al inicio del acondicionamiento. El **desarrollo de nuevas series gametogénicas**, las **meiosis** y la **vitelogénesis** están **ralentizadas**, mientras que la **maduración** y **puesta** están **aceleradas**.

9.1.1.1 Resumen de los efectos del acondicionamiento 1 sobre el desarrollo de las Fases Sexuales:

Si representamos en una tabla los efectos, en rasgos generales, de los factores ambientales, obtenemos lo siguiente (Fig. 9.12):

		Frío corto	Calor largo	Frío largo	Calor corto
SG ♂	Me ♂	-	+	+	-
	Maduración	-	+	-	+
	Puestas ♂	-	+	-	+
SG ♀	Me ♀	-	+		-
	Vitelogénesis	-	+	+	-
	Maduración	-	+		
	Puesta ♀	-	+		

Fig. 9.12. Tabla resumen de los efectos del primer acondicionamiento. SG: Serie Gametogénica; ♂: Macho; ♀: Hembra; Me: Meiosis; -: Efecto negativo o ralentizador; +: Efecto positivo o estimulador.

Como ya se vio en el ciclo natural, **independientemente de la edad**, las condiciones de **baja temperatura y fotoperiodo corto** (invierno) **desaceleran el desarrollo gametogénico**. En el acondicionamiento, las diferencias con el medio natural no son muy grandes, ya que en este también estaba en invierno.

Las condiciones de **alta temperatura y fotoperiodo largo** (primavera) **aceleran el desarrollo gametogénico**, y esto ocurre en el acondicionamiento.

Al combinar las condiciones desfavorables de temperatura y fotoperiodo con las condiciones favorables de fotoperiodo y temperatura podemos extrapolar el efecto por separado de cada uno de los factores:

- Un **fotoperiodo largo**, de 16 horas de luz, con disponibilidad de alimento, tiene un **efecto meiótico**, tanto en la fase sexual macho, como en la hembra, y un **efecto vitelogénico** en la hembra, en individuos de 0 y 1 años de edad. Este efecto del fotoperiodo largo es **menor en hembras funcionales de 0 años** que de 1 año de edad, ya que la fase sexual hembra de ostras de 0 años está endógenamente desacelerada en los mismos puntos donde actúa el fotoperiodo largo.
- Un **fotoperiodo corto**, de 8 horas de luz, con disponibilidad de alimento, **desacelera la meiosis** macho y hembra y la **vitelogénesis**, en 0 y 1 años de edad.
- Las **altas temperaturas** (18° C) **aceleran la maduración** de ambas fases sexuales y **favorecen las puestas**, tanto macho como hembra, lo que quiere decir que esta temperatura está por encima de la temperatura límite de puesta hembra. Este efecto está **limitado** en la clase de edad de **0 años**, ya que la fase hembra está ralentizado intrínsecamente en vitelogénesis.
- Las **bajas temperaturas** (14° C), independientemente de la edad, **desaceleran la maduración** de ambas fases sexuales, **inhibiendo la puesta hembra**, con lo que 14° C está por debajo de la temperatura crítica de puesta para *O. edulis*. Orton (1933) estableció que la temperatura límite para la puesta hembra en *Ostrea edulis* era 16° C.

El efecto sobre el desarrollo de nuevas series gametogénicas se estudiará más detenidamente en el acondicionamiento 2, aunque se puede adelantar, que según los datos de este acondicionamiento, el fotoperiodo de 8 horas de luz dificulta el desarrollo de nuevas series gametogénicas, mientras que el fotoperiodo de 16 horas de luz lo favorece.

9.1.2 Efecto del acondicionamiento 1 sobre el sexo (funcionalidad sexual) y las clases sexuales

En este caso se utilizaron los datos del total de individuos de los muestreos, parasitados o no, ya que el parásito parece tener afinidad por las hembras y los inactivos, y los resultados se verían alterados al eliminar el parásito.

➤ Población acondicionada y su evolución en el medio Natural

- Clase de edad 0 años

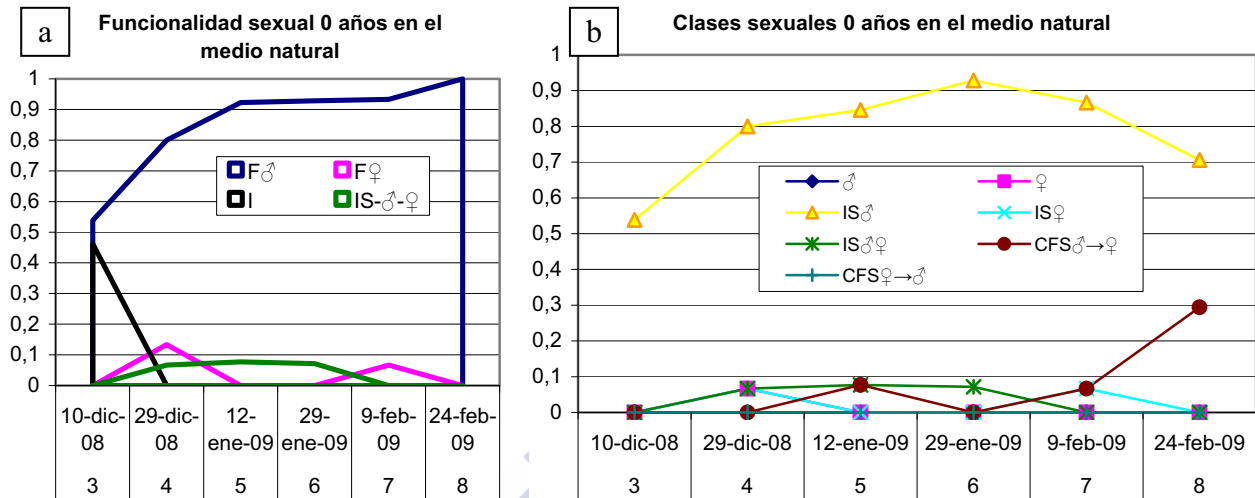


Fig. 9.13. a. Sexo (funcionalidad sexual) de la población 0 años de edad en el medio natural. b. Clases sexuales de la población 0 años de edad en el medio natural. F♂: Funcionalidad sexual macho; F♀: Funcionalidad sexual hembra; I: Indeterminado; ♂: Clase sexual macho puro; ♀: Clase sexual hembra pura; IS♂: Clase sexual Intersexual macho; IS♀: Clase sexual Intersexual hembra; IS♂♀: Clase sexual Intersexual macho hembra; CFS♂→♀: Clase sexual Cambio de fase sexual de macho a hembra; CFS♀→♂: Clase sexual Cambio de fase sexual de hembra a macho.

Partimos de una población de machos funcionales e indefinidos (Fig. 9.13.a). El 29 de diciembre surge un 7 % de Hembras puras, pero, como se vio en apartado 9.1.1, no maduran, con lo que son sobrepasadas por la fase sexual macho, aumentando los Intersexuales macho (Fig. 9.13.b). Los picos de Cambio de Fase Sexual de macho a hembra, incrementan temporalmente las hembras funcionales, hasta que son nuevamente sobrepasadas por el macho.

- Clase de edad 1 año

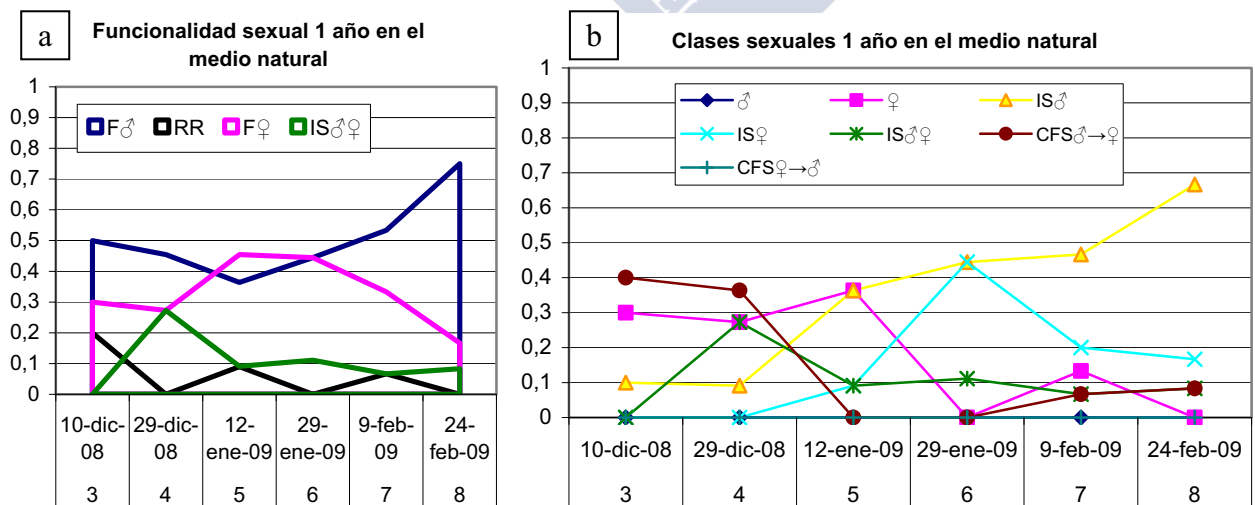


Fig. 9.14. a. Sexo (funcionalidad sexual) de la población 1 año de edad en el medio natural. b. Clases sexuales de la población 1 año de edad en el medio natural.

Inicialmente tenemos un importante porcentaje de la población en reposo- restauración (Fig. 9.14.a). A continuación los individuos en reposo- restauración salen de ella, aunque hay un pequeño porcentaje basal de RR. La funcionalidad macho predomina al inicio y al final del periodo de acondicionamiento, mientras que en el medio lo hace la hembra. Durante todo el periodo hay Intersexualidad macho-hembra (Fig. 9.14.a).

La presencia inicial de Cambio de fase sexual de macho a hembra, hace que la funcionalidad hembra aumente mediante la incorporación de Hembras puras (Fig. 9.14.b). Sin embargo, la fase sexual macho se desarrolla, con lo que las Hembras puras desaparecen en beneficio de los Intersexuales hembra. A medida que la fase macho sobrepasa a la fase hembra aumentan los Intersexuales machos y se reducen los Intersexuales hembra. Con lo que, aunque la funcionalidad hembra predomina en un inicio, es sobrepasada por el macho, que se desarrolla más rápidamente.

Sin embargo, respecto de la población de 0 años, la funcionalidad hembra está más presente.

➤ Condiciones desfavorables (Fc)

- Clase de edad 0 años

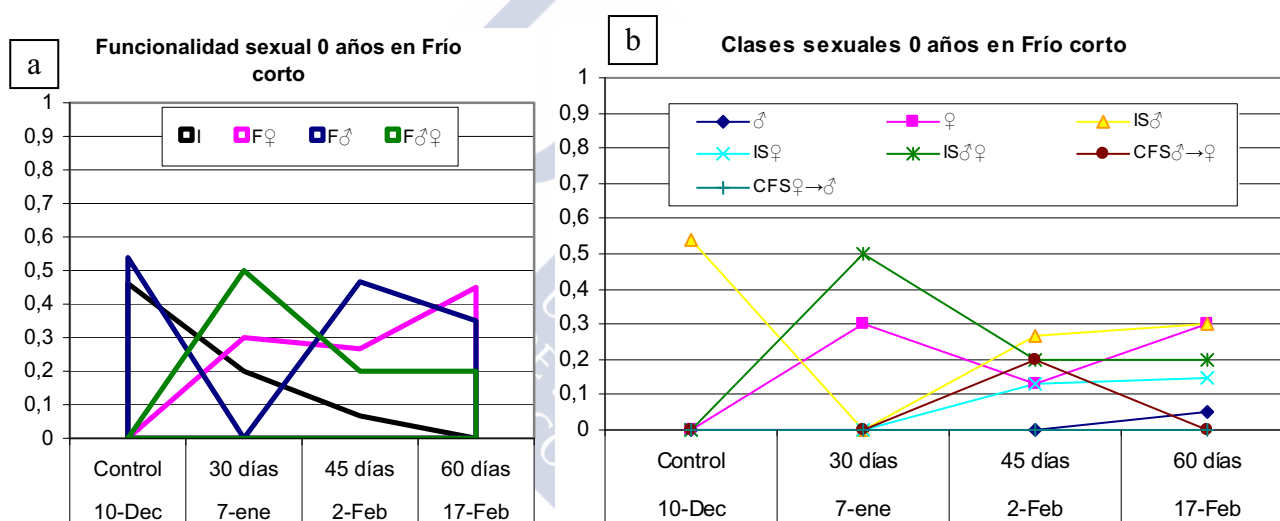


Fig. 9.15. a. Sexo (funcionalidad sexual) de la población 0 años de edad en condiciones de temperatura baja (frío) y fotoperiodo corto. b. Clases sexuales de la población 0 años de edad en condiciones de temperatura baja (frío) y fotoperiodo corto.

El porcentaje de Indeterminados se mantiene durante los primeros 30 días y luego desciende lentamente (Fig. 9.15.a). Esto indica que el desarrollo de nuevas series gametogénicas está desfavorecido respecto al medio natural (Fig. 9.13.a), donde desaparecen a los 26 días.

La funcionalidad macho ya no es predominante (Fig. 9.13.a) durante todo el periodo, sólo al inicio y a los 45 días, alternándose con la funcionalidad macho-hembra, primero, y con la funcionalidad hembra después.

Respecto a las clases sexuales, en el medio natural predomina la Intersexual macho, con presencia de Cambios de fase sexual de macho a hembra, Intersexuales macho-hembra e Intersexuales hembra (Fig. 9.13.b). Sin embargo, en el acondicionamiento, los Intersexuales macho son secundarios (Fig. 9.13b.)

Todo esto se puede explicar con el grado de desarrollo de las fases sexuales; como ya se vio en el apartado anterior, las condiciones de fotoperiodo corto ralentizan el desarrollo de nuevas series gametogénicas, lo que hace que los Indeterminados se mantengan más tiempo durante el acondiciona-

miento (Fig. 9.15.a). Asimismo, tras las puestas macho del 17 de febrero (Fig. 9.4.a) no hay nuevas fases en desarrollo, lo que origina la aparición de la clase sexual Macho puro (Fig. 9.15.b).

Por otro lado, la baja temperatura y el fotoperiodo corto ralentizan el desarrollo de ambas fases sexuales, sin embargo, con 0 años de edad, la fase hembra está ralentizada intrínsecamente, lo que hace que en el medio natural, (Fig. 9.13.b) la fase macho la adelante continuamente, pero al ralentizar también a la fase macho con el acondicionamiento, el adelantamiento de la fase hembra se ralentiza, haciendo que los Intersexuales macho se reduzcan y la hembra sea más visible.

Los Intersexuales macho-hembra se corresponden al momento en que la fase macho alcanza a la hembra (Fig. 9.15 a y b); la funcionalidad macho predominante (Fig. 9.15.a) (en forma de Intersexuales macho y Cambios de fase sexual de macho a hembra (Fig. 9.15.b) aparece cuando la fase macho adelanta a la hembra, y la funcionalidad hembra predominante, al final del acondicionamiento (Fig. 9.15.a), es consecuencia de las puestas macho.

En conclusión, la **ralentización** de la **fase macho** a través del acondicionamiento **hace más visible a la fase hembra**. Los cambios de predominancia de funcionalidad macho a hembra están marcados por un alto porcentaje de Intersexuales macho-hembra, y los cambios de predominancia de hembra a macho son consecuencia de las puestas macho.

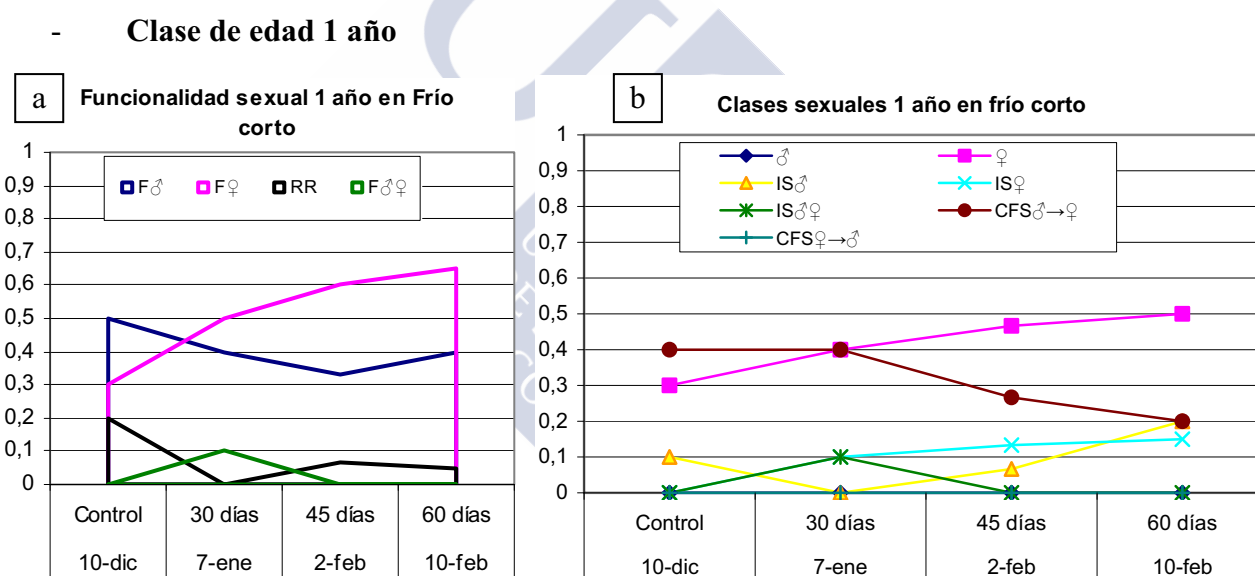


Fig. 9.16. a. Sexo (funcionalidad sexual) de la población 1 año de edad en condiciones de temperatura baja (frío) y fotoperiodo corto. b. Clases sexuales de la población 1 año de edad en condiciones de temperatura baja (frío) y fotoperiodo corto.

La gráfica de funcionalidad sexual (Fig. 9.16.a) es una reproducción de la primera parte de la gráfica de funcionalidad sexual en el medio natural (Fig. 9.14.a). Algo similar ocurre con la gráfica de clases sexuales (Fig. 9.16.b), con la diferencia de que en el acondicionamiento, lo mismo que ocurre con 0 años de edad, la proporción de Intersexuales macho es menor que en medio natural (Fig. 9.14.b), ya que el desarrollo de nuevas series gametogénicas macho está desfavorecido. Lo que también explica la predominancia de los CFS♂→♀ frente a los IS♂.

La funcionalidad hembra surge más lentamente porque las puestas macho iniciales se alargan en el tiempo (Fig.9.5.a).

Es decir, en condiciones desfavorables el sexo funcional evoluciona de manera similar, pero tarda más en hacerlo.

Resumen de los efectos del acondicionamiento Frío corto en el sexo (funcionalidad sexual) y las clases sexuales

Produce una **ralentización del proceso** del medio natural. La **funcionalidad hembra es más evidente**, pero no porque tenga un mayor desarrollo, sino por un menor desarrollo de la fase macho.

Hay un mayor porcentaje de **Intersexuales macho-hembra**, las dos fases sexuales están retenidas temporalmente en el mismo punto, y de **Cambios de fase sexual de macho a hembra**, ya que el desarrollo de nuevas series gametogénicas macho está ralentizada.

El efecto sobre las dos clases de edad es el mismo, sólo que en la de 0 años se refleja de distinta manera, ya que la fase sexual hembra se ve doblemente ralentizada, por las condiciones ambientales adversas y su lento desarrollo intrínseco, esto hace que el macho al frenarse en el mismo punto donde lo está la hembra (antes de la meiosis), aparezca un pico mayor de $IS_{\text{♂♀}}$ inmaduros.

➤ Condiciones favorables (CI)

- Clase de edad 0 años

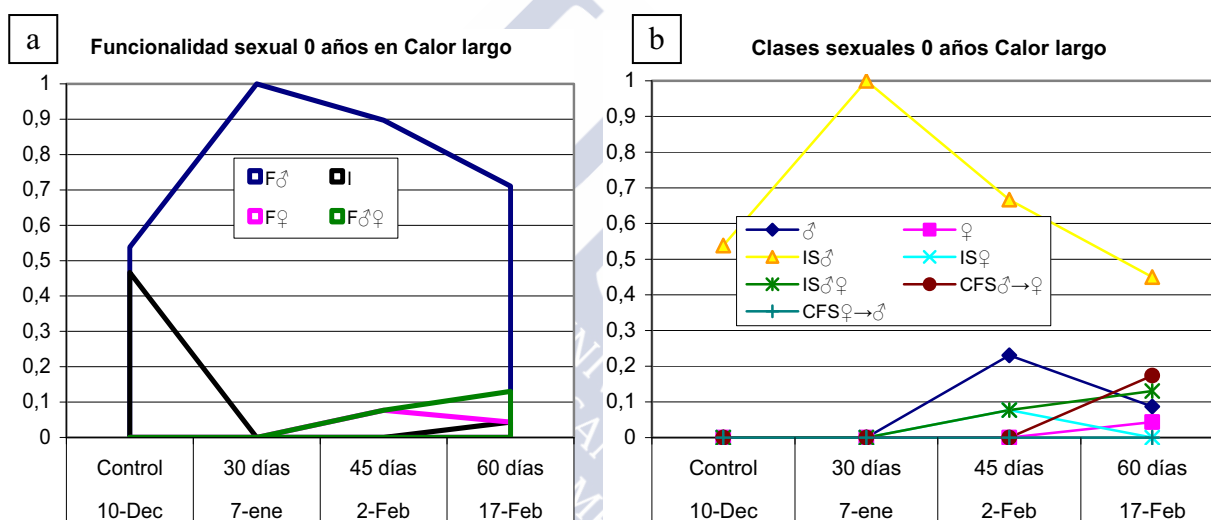


Fig. 9.17. a. Sexo (funcionalidad sexual) de la población 0 años de edad en condiciones de temperatura alta (calor) y fotoperiodo largo. b. Clases sexuales de la población 0 años de edad en condiciones de temperatura alta (calor) y fotoperiodo largo.

Ocurre lo contrario que en condiciones desfavorables (Fig. 9.15.a), la funcionalidad macho se hace aún más predominante (Fig. 9.17.a). Las condiciones del acondicionamiento aceleran el desarrollo de ambas fases sexuales, sin embargo la hembra está desacelerada en la primera mitad del desarrollo, con lo que la fase macho adquiere una doble ventaja sobre la fase hembra. Como consecuencia, a los 30 días, la funcionalidad macho es del 100% (Fig. 9.17.a), la cual corresponde en su totalidad a Intersexuales macho (Fig. 9.17.b). Es decir, cuando una fase macho llega a puesta ya hay otra fase macho en desarrollo (Fig. 9.6.a).

Sin embargo, al final del muestreo parece que el efecto positivo del acondicionamiento se reduce, la funcionalidad macho disminuye, la funcionalidad hembra se hace visible, aparece un pico de Intersexuales macho-hembra, e incluso, a los 60 días, aparece un 4% de Indeterminados (Fig. 9.17.a). Si observamos las clases sexuales, vemos que las últimas puestas macho (Fig.9.6.a) son realizadas por Machos puros y por Cambios de fase sexual de macho a hembra; esto, junto con la aparición de Hembras puras y de Intersexuales macho-hembra, vimos que son característicos de las condiciones desfavorables de invierno (Fig. 9.15), donde el desarrollo de nuevas series gametogénicas está ralen-

tizado. Con lo cual se deduce, que con 0 años de edad las condiciones favorables tienen un efecto limitado, ya que con el tiempo el desarrollo de nuevas series gametogénicas se reduce, independientemente de las condiciones ambientales.

- Clase de edad 1 año

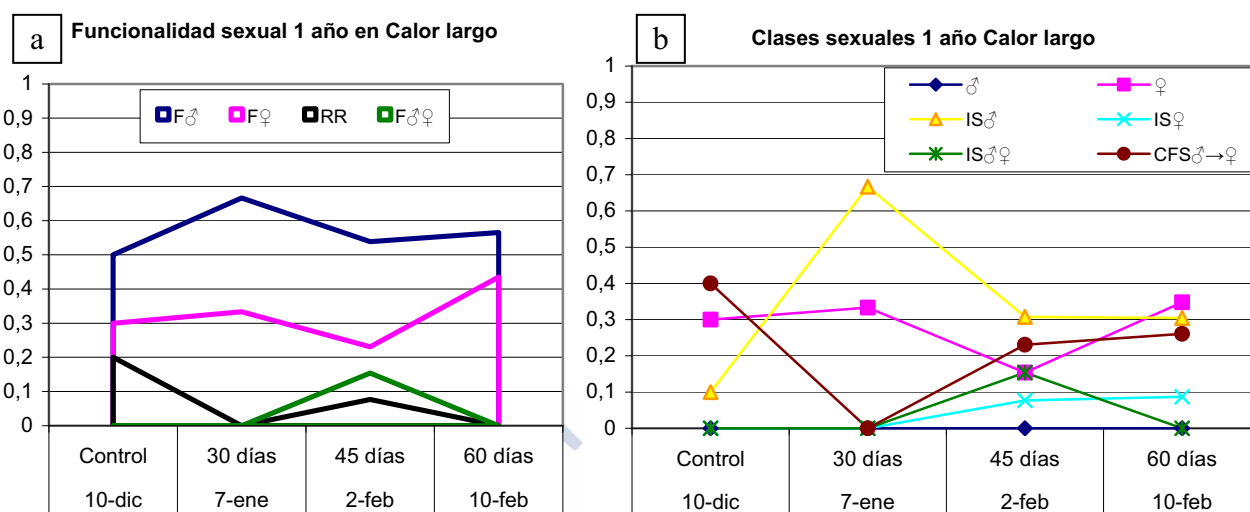


Fig. 9.18. a. Sexo (funcionalidad sexual) de la población 1 año de edad en condiciones de temperatura alta (calor) y fotoperiodo largo. b. Clases sexuales de la población 1 año de edad en condiciones de temperatura alta (calor) y fotoperiodo largo.

Al igual que en la clase 0 años de edad (Fig. 9.17.a), en la clase 1 año de edad la funcionalidad macho se hace predominante durante todo el acondicionamiento (Fig. 9.18.a). En el medio natural hay dos picos de Reposo-restauración, mientras que en el acondicionamiento sólo hay uno a los 45 días, que coincide con la puesta hembra (Fig. 9.7.b); es decir, hay un pequeño porcentaje de Hembras puras que después de la puesta entran en reposo aún cuando las condiciones ambientales son favorables.

A los 30 días de acondicionamiento los Intersexuales macho se hacen predominantes (Fig. 9.18.b), frente a los Cambios de fase sexual de macho a hembra que predominan en el medio natural (Fig. 9.14.b), lo que es resultado de un mayor desarrollo de nuevas series gametogénicas macho en el acondicionamiento. La funcionalidad hembra, representada por Hembras puras (Fig. 9.18.b), es más visible que con 0 años de edad (Fig. 9.17.a), ya que estas están maduras y ponen a los 45 días.

Con las puestas, tanto macho como hembra, a los 45 días de acondicionamiento (Fig. 9.7), las nuevas fases, macho y hembra, surgen al mismo tiempo, generando un pico de Intersexuales macho-hembra.

Resumen de los efectos del acondicionamiento Calor largo en el sexo (funcionalidad sexual) y las clases sexuales

Tiene un **efecto acelerador** del sistema de desarrollo gametogénico. Los animales salen rápidamente del Reposo-Restauración o de la Indeterminación.

Independientemente de la edad, la **funcionalidad macho** se hace más predominante que en el medio natural.

En este caso, las diferencias entre las dos clases de edad son más evidentes. Con **0 años** de edad casi no hay funcionalidad hembra, mientras que con **1 año** de edad la funcionalidad hembra, aunque no es predominante, está muy presente.

El efecto de condiciones ambientales favorables sobre animales de **0 años** en un periodo de invierno tiene un efecto limitado, ya que a los 45 días el desarrollo de nuevas series gametogénicas se reduce.

En condiciones ambientales favorables, durante un periodo de invierno, hay un pequeño porcentaje de Hembras puras de 1 año de edad que entran en Reposo, aunque en menor proporción que en el medio natural.

➤ Temperatura desfavorable y fotoperiodo favorable (FI)

- Clase de edad 0 años

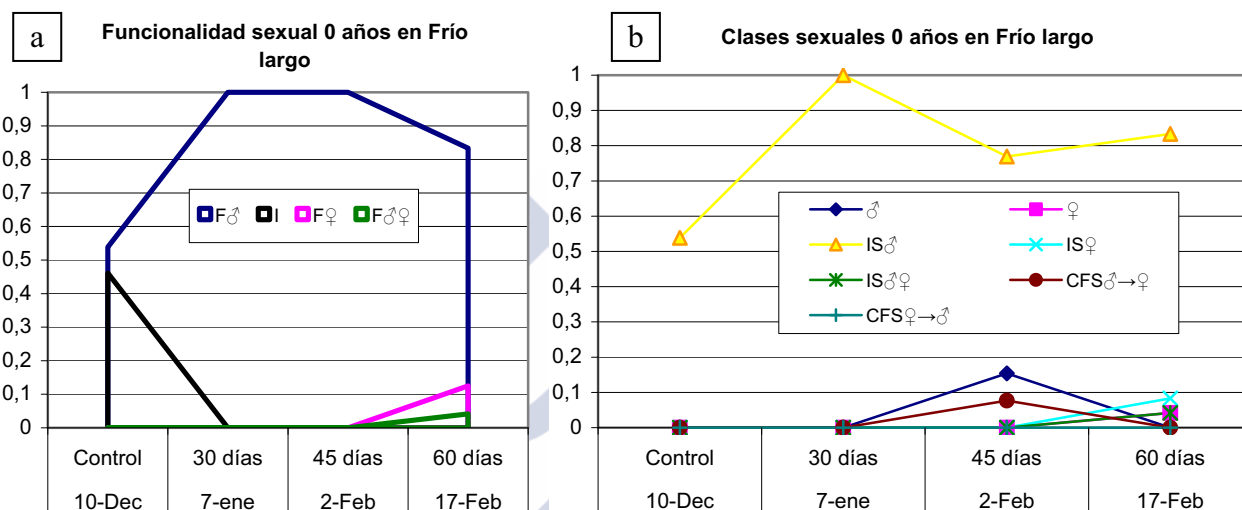


Fig. 9.19. a. Sexo (funcionalidad sexual) de la población 0 años de edad en condiciones de temperatura baja (frío) y fotoperiodo largo. b. Clases sexuales de la población 0 años de edad en condiciones de temperatura baja (frío) y fotoperiodo largo.

La funcionalidad macho es aún más predominante en acondicionamiento (Fig. 9.19.a) que en el medio natural (Fig. 9.13.a). Esta funcionalidad macho está representada, en un inicio, por Intersexuales macho (Fig. 9.19.b). Esto es debido a que el desarrollo de nuevas series gametogénicas macho está favorecido por el fotoperiodo largo (Fig. 9.8.a).

Sin embargo, la maduración y puesta de las fases sexuales están ralentizadas, con lo que sólo hay un pequeño pico de puestas macho a los 45 días de acondicionamiento (Fig. 9.8.a) que permite que la funcionalidad hembra sea visible a los 60 días (Fig. 9.19.a) en forma de Hembras puras e Intersexuales hembra (Fig. 9.19.b).

La fase sexual hembra está ralentizada intrínsecamente, por eso, aparecen Machos puros en puesta, aún no se desarrollo la fase hembra, cuando lo hace originará Hembras puras, mientras que los Cambios de fase sexual de macho a hembra darán lugar a los Intersexuales hembra o macho (Fig. 9.19.b), según el grado de desarrollo que tenga la fase hembra no funcional de los Cambios de fase.

- Clase de edad 1 año

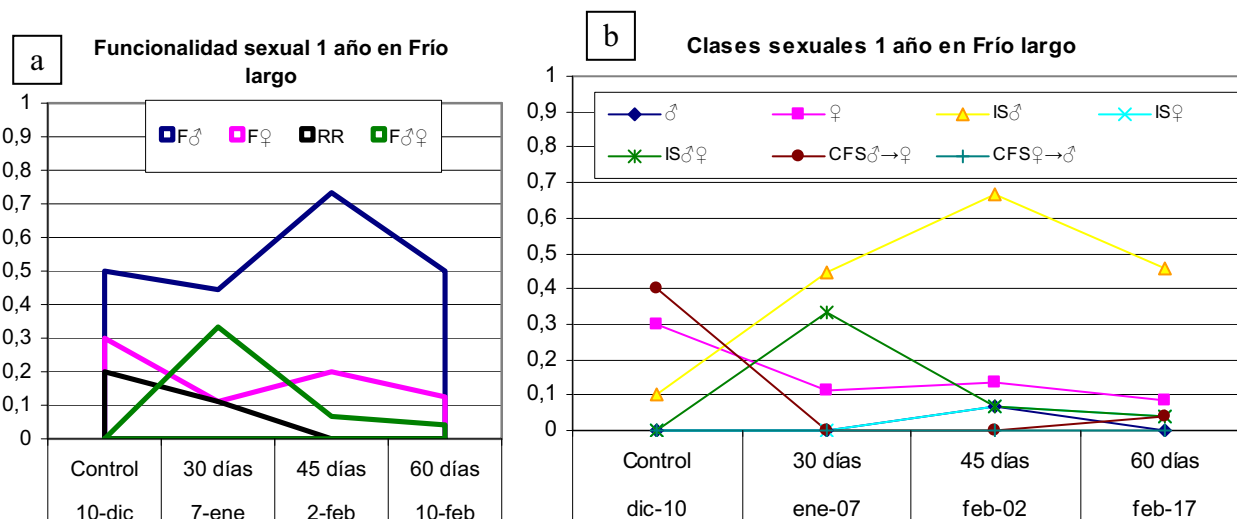


Fig. 9.20. a. Sexo (funcionalidad sexual) de la población 1 año de edad en condiciones de temperatura baja (frío) y fotoperiodo largo. b. Clases sexuales de la población 1 año de edad en condiciones de temperatura baja (frío) y fotoperiodo largo.

Las puestas macho están desfavorecidas por la baja temperatura, apareciendo únicamente en una baja proporción al final del acondicionamiento (Fig. 9.9.a). La ausencia de puestas macho a lo largo del acondicionamiento impide los cambios de predominancia de la funcionalidad macho a hembra, primero, y luego de la hembra a la macho (Fig. 9.4.a)

Por otro lado, como las puestas macho están ralentizadas por el frío, la entrada en Reposo-restauración es más lenta, por eso el pico inicial de RR no desaparece hasta los 45 días (Fig. 9.20.a). Por esta misma razón no aparecen los nuevos picos de RR, como en el medio natural (Fig. 9.14.a); mientras una gónada no libere, en forma de puesta la fase que tiene madura, no puede entrar en reposo. Si nos fijamos, en el medio natural, un pico de Reposo-restauración (Fig. 9.14.a) siempre está precedido por un pico de puesta, en este caso macho (Fig. 9.13.a).

La clase sexual predominante en estas condiciones es la Intersexual macho (Fig. 9.20.b). Sin embargo, en el medio natural hay una mayor proporción de Cambios de fase sexual de macho a hembra, Hembras puras e Intersexuales hembra (Fig. 9.14.b). Si no hay puestas macho no hay Cambios de fase sexual de macho a hembra, y si no hay Cambios de fase sexual de macho a hembra hay una menor proporción de Hembras puras.

El desarrollo de nuevas series gametogénicas macho está impulsado y estos surgen en las hembras puras, por eso, en vez de incrementarse, como en el medio natural, pasan a Intersexuales macho hembra a los 30 días, ya que, a continuación de las puestas de los Cambios de fase sexual de macho a hembra, los previtelogénicos de estas hembras puras pasan a vitelogénicos, donde se frenan porque la maduración está desacelerada por el frío; a su vez, las espermatogonias pasan rápidamente a meiosis y al llegar a la maduración se frenan por la misma razón que la fase sexual hembra.

Resumen de los efectos del acondicionamiento Frío largo en el sexo (funcionalidad sexual) y las clases sexuales

El **fotoperiodo largo** estimula el desarrollo de la **primera mitad del ciclo gametogénico**, y el **frío** frena la **maduración**; esto provoca que ambas series gametogénicas, macho y hembra, se desarrollen rápidamente hasta maduración y se frenen ahí; este hecho provoca la aparición de un pico de Intersexuales macho-hembra, ya sea al principio del acondicionamiento, cuando una o las dos fases

sexuales están maduras (1 año de edad), o al final del acondicionamiento, cuando una o las dos fases sexuales están inmaduras (0 años de edad).

La **funcionalidad macho es predominante**, independientemente de la edad, ya que el desarrollo de nuevas series gametogénicas está estimulado y las puestas macho están desfavorecidas, con lo que la hembra es poco visible.

La **funcionalidad hembra** está más presente en **1 año** de edad, ya que la fase hembra está más madura, que en **0 años** edad, puesto que el punto de actuación del fotoperiodo largo es el mismo donde está desfavorecido intrínsecamente.

La clase sexual predominante es la **Intersexual macho**, ya que no hay puestas macho que permitan un cambio de funcionalidad, y, además la aparición de nuevas series gametogénicas macho está favorecida.

➤ Temperatura favorable y fotoperiodo desfavorable (Cc)

- Clase de edad 0 años

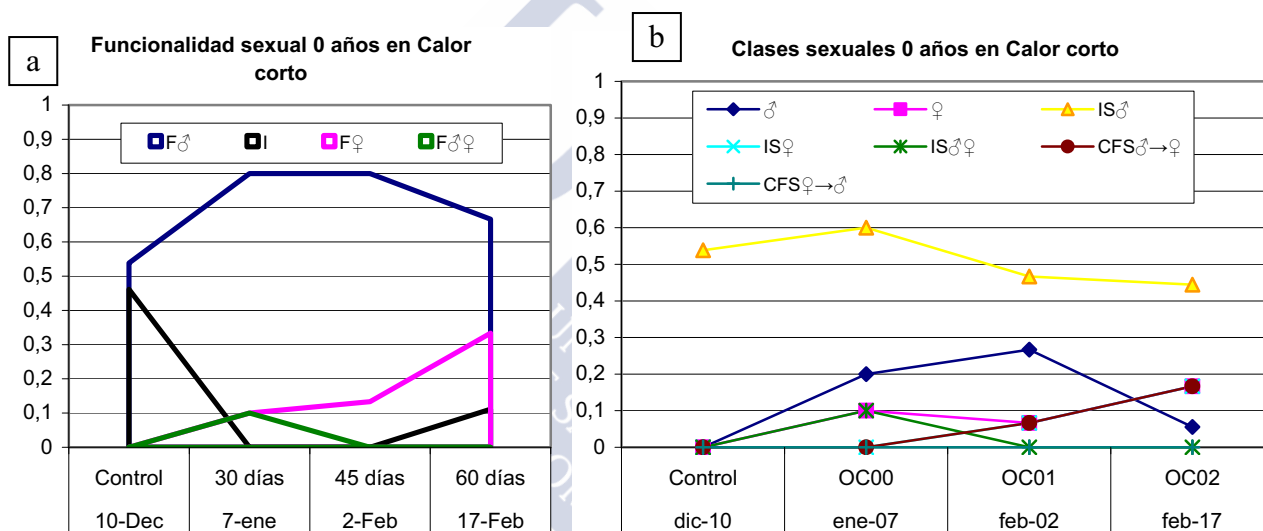


Fig. 9.21. a. Sexo (funcionalidad sexual) de la población 0 años de edad en condiciones de temperatura alta (calor) y fotoperiodo corto. b. Clases sexuales de la población 0 años de edad en condiciones de temperatura alta (calor) y fotoperiodo corto.

La funcionalidad macho es predominante (Fig. 9.21.a), al igual que en el medio natural (Fig. 9.13.a); sin embargo, la Intersexualidad macho-hembra no se mantiene, la proporción de funcionalidad hembra es mayor, y se incrementa a lo largo del acondicionamiento y surge un pico de Indeterminados al final de acondicionamiento (Fig. 9.21.a).

Por otro lado, aunque predominan los Intersexuales macho, hay un importante porcentaje de Machos y de Hembras puros (Fig. 9.21.b), ya que las nuevas series gametogénicas surgen más lentamente.

Todo esto se explica porque el Calor corto (Cc) no promueve el desarrollo de nuevas series gametogénicas, pero favorece la maduración y las puestas; con lo que la fase macho de los Intersexuales macho madura rápidamente y pone, pero, en algunos casos, tras las puestas macho no hay ninguna fase en desarrollo (Machos puros); en otros, los Intersexuales macho entran en puesta como Cambios de fase sexual de macho a hembra y originan Hembras puras (Fig. 9.21.b).

La funcionalidad hembra se hace cada vez más presente ya que con 0 años de edad la fase hembra está frenada intrínsecamente en vitelogénesis, con lo que no llega a madurez y puesta; y a su vez la

fase macho surge y se desarrolla lentamente, sin ser capaz de adelantar a la hembra antes del final del acondicionamiento (Fig. 9.21.a).

Por último, un pequeño porcentaje de los Machos puros (Fig. 9.21.a) en puesta, liberan toda la fase sexual macho antes de que surja una nueva fase, macho o hembra, por eso aparece un pico de Indeterminados al final del acondicionamiento (Fig. 9.21.b). No es posible que los Indeterminados sean originados por las Hembras puras, ya que estas están inmaduras.

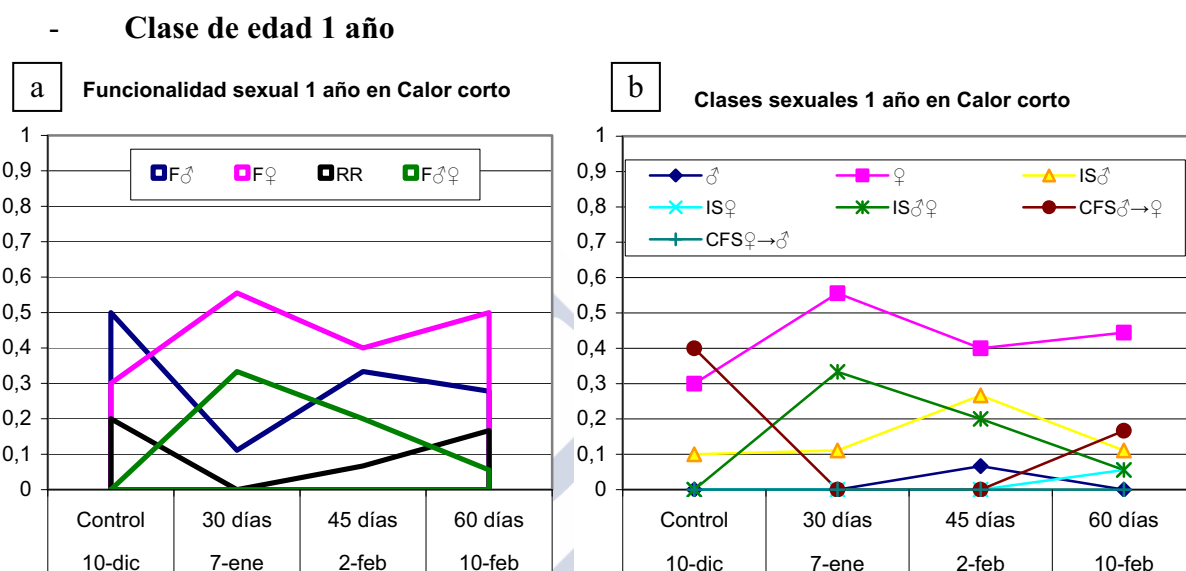


Fig. 9.22. a. Sexo (funcionalidad sexual) de la población 1 año de edad en condiciones de temperatura alta (calor) y fotoperiodo corto. b. Clases sexuales de la población 1 año de edad en condiciones de temperatura alta (calor) y fotoperiodo corto.

Las funcionalidades sexuales del acondicionamiento (Fig. 9.22.a), son similares a la representación de la primera mitad del medio natural (Fig. 9.14.a), con la diferencia de una mayor presencia de Intersexualidad macho-hembra en el acondicionamiento.

Respecto a las clase sexuales, ocurre lo mismo, con una mayor predominancia de la clase sexual Hembra en el acondicionamiento (Fig. 9.22.b) que en medio natural (Fig. 9.14.b)

Hay que recordar que la población que sometemos a acondicionamiento está predominantemente en maduración, con un porcentaje importante de inmaduros, en el caso de la fase macho funcional (Fig. 9.10.a) y predominantemente inmadura en el caso de la fase hembra funcional (Fig. 9.10.b). De esta manera, los Cambios de fase sexual de macho a hembra iniciales originan Hembras puras inmaduras (Fig. 9.10.b) que se mantienen a lo largo del acondicionamiento debido al bajo desarrollo de nuevas series gametogénicas a causa del fotoperiodo corto.

El pico de Intersexuales macho-hembra se mantiene, al igual que en el medio natural (Fig. 9.10.a), ya que son inmaduros y el desarrollo de la primera mitad está ralentizada por el fotoperiodo corto.

Lo mismo que ocurre en 0 años de edad (9.21.b), con las puestas macho surgen Machos puros, debido a que no hay nuevas series, macho o hembra, en desarrollo.

Los intersexuales macho se mantienen, ya que también están retenidos en meiosis. Esta retención en el mismo punto de desarrollo provoca la aparición de un pico de intersexuales macho hembra, que se reduce lentamente.

A los 60 días la SG macho empieza a madurar, lo que hace que la funcionalidad hembra se reduzca un poco a favor de la macho. Con las puestas macho surgen cambios de fase sexual de macho a hembra, lo que indica que el desarrollo de las nuevas series gametogénicas está desfavorecido.

Predomina la Funcionalidad hembra, pero no porque esté favorecida, sino porque es mayoritaria al principio y el desarrollo de series gametogénicas macho nuevas está desfavorecido.

Resumen de los efectos del acondicionamiento Calor corto en el sexo (funcionalidad sexual) y las clases sexuales

El **fotoperiodo corto** ralentiza la primera mitad del desarrollo gametogénico; esto genera un pico de Intersexuales macho-hembra inmaduros.

Además, el fotoperiodo corto ralentiza el desarrollo de nuevas series gametogénicas, pero el **calor** favorece la maduración y puesta; esto provoca que las series presentes maduren rápidamente y pongan, sin que aparezcan otras inmediatamente, lo que favorece a los **Indeterminados** o **Reposo** (según la edad) y a los **sexos puros** (Machos y Hembras puras).

La funcionalidad hembra es más visible que en el medio natural, ya que la fase macho llega rápidamente a puesta (calor), pero tarda en desarrollar una nueva fase sexual macho (fotoperiodo corto).

9.1.2.1 Resumen de los efectos del acondicionamiento 1 sobre la funcionalidad y las clases sexuales:

En el ciclo natural se vio que el sexo de *Ostrea edulis* no presenta una estacionalidad, depende de la edad (Capítulo 8, apartado 8.2).

En el primer acondicionamiento se puede deducir que los factores de **fotoperiodo** y **temperatura** no actúan directamente sobre la funcionalidad de los animales (sexo) y las clases sexuales, sino que lo hacen indirectamente a través del **desarrollo de las fases sexuales**.

Es decir, lo que determina la funcionalidad del animal es la fase sexual funcional y la clase sexual, las fases sexuales en desarrollo y su grado de madurez. Con lo que si variamos la velocidad de desarrollo de las fases sexuales podemos convertir fases sexuales no funcionales en funcionales o a la inversa, o favorecer o retardar la generación de nuevas series gametogénicas.

Sin embargo no sirve de mucho aumentar una funcionalidad si no hay maduración y puesta. Con lo que, para ajustar la **funcionalidad** de una población, se recomienda utilizar la **edad**.

Se ve claramente que en **0 años**, la **funcionalidad macho** es siempre predominante, y en **1 año** de edad hay un mayor **equilibrio** entre machos y hembras, que varían según los factores de acondicionamiento. Así, las condiciones favorables, de luz y temperatura, aplicada en animales de 0 años produciría puestas macho, sin embargo, como la fase hembra está inmadura, no se conseguirían puestas hembra, o de haberlas serían escasas, reducidas y de baja calidad (pequeño tamaño de ovocitos).

Además, se vio que el efecto positivo de las condiciones favorables de alta temperatura y fotoperiodo largo, tienen un efecto limitado sobre individuos de 0 años de edad, ya que, a los 45 días, la velocidad de desarrollo se ralentiza y las nuevas series gametogénicas macho surgen con más dificultad.

Respecto al efecto de los factores ambientales sobre el sexo y clases sexuales de *Ostrea edulis* se puede decir que:

- Los factores ambientales tienen un efecto diferenciado en las dos clases de **edad**, ya que los individuos de 0 años tienen la fase hembra intrínsecamente desacelerada, con lo que el efecto des-

acelerador de las condiciones desfavorables será el doble que en el macho, y el efecto acelerador de las condiciones favorables serán menores que en la fase macho.

- El **fotoperiodo corto** retrasa el desarrollo de nuevas series gametogénicas, esto favorece a los **sexos puros** frente a los intersexuales, ya que tras las puestas no hay nuevas series en desarrollo.

Cuando hay una fase hembra en desarrollo, con las puestas macho aparecen más **Cambios de Fase sexual de macho a hembra** seguidos de Hembras puras, ya que no surge inmediatamente una nueva fase macho.

Que estas Hembras puras maduren y pongan antes que la fase macho, depende, por un lado de la temperatura (ya vimos que a baja temperatura no se producen puestas hembra) y de la edad, ya que a 0 años la fase hembra está ralentizada intrínsecamente.

Lo que ocurra a continuación depende de la temperatura:

- **Baja temperatura (14° C):** La maduración de la fase hembra de las Hembras puras es lenta y la puesta está inhibida, con lo que surge la nueva fase macho que alcanza y sobrepasa a la fase hembra. Con lo que a continuación de las hembras puras tenemos un incremento de **Intersexuales hembras** seguidos de un incremento de **Intersexuales macho** (Fig. 9.23). El tamaño y duración del pico de Intersexuales hembra depende de la edad de los animales, ya que en 0 años de edad, la fase hembra de las Hembras puras está inmadura, con lo que la nueva fase macho que surge la supera rápidamente, y el pico de Intersexuales hembra es corto y pequeño. En cambio, en 1 año de edad, la fase hembra está más desarrollada, y la fase macho tarda más en superarla, con lo que el pico de Intersexuales hembra es más duradero y grande.

Como cada vez que una fase alcanza a otra, surge un pico de Intersexuales macho-hembra que se tratará más adelante.

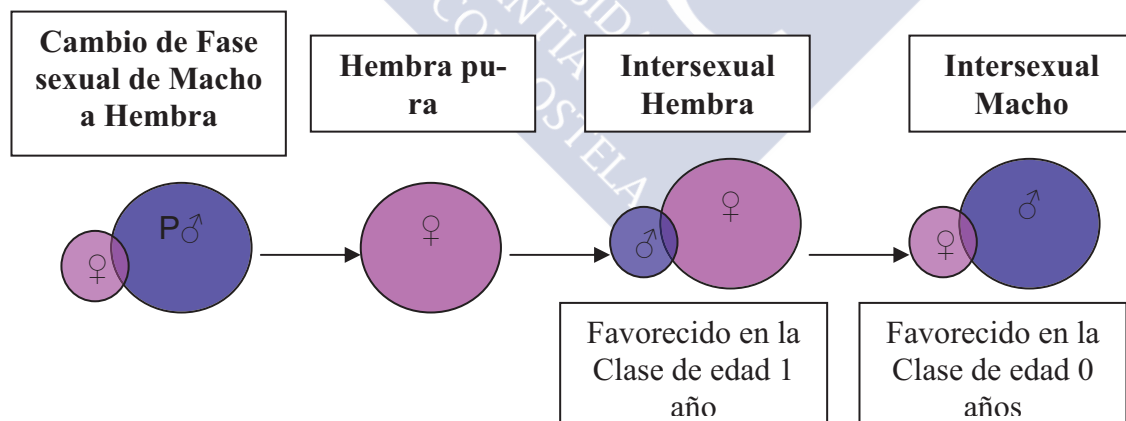


Fig. 9.23. Evolución de la clase sexual Cambio de fase sexual de macho a hembra en condiciones de temperatura baja (14° C). Esfera azul grande: fase sexual macho funcional; Esfera azul pequeña; fase sexual macho no funcional; Esfera rosa pequeña: fase sexual hembra no funcional; Esfera rosa grande: Fase sexual hembra funcional; P: puesta.

- **Alta temperatura (18° C):** La maduración de la fase hembra está favorecida, con lo que la fase hembra madura rápidamente y pone como **Hembra pura**, con 1 año de edad. En el caso de 0 años de edad, el desarrollo de la fase hembra está desacelerado en meiosis y vitelogénesis, con lo que la puesta está limitada, así que, en vez de llegar a puesta surge la fase macho y supera a la hembra (Fig. 9.24).

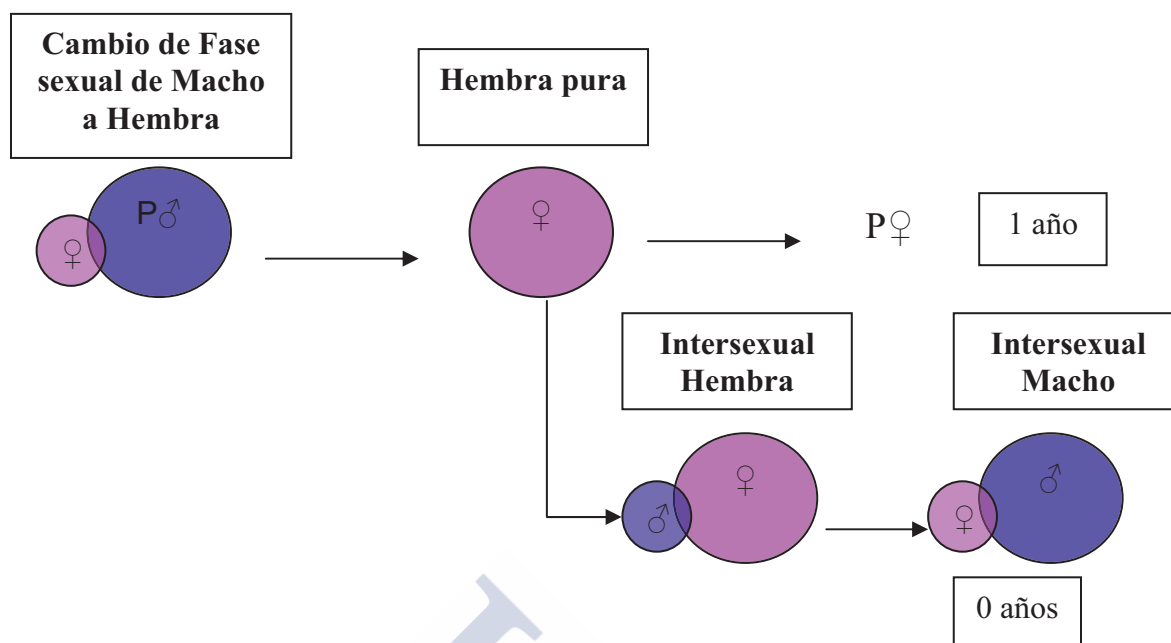


Fig. 9.24. Evolución de la clase sexual Cambio de fase sexual de macho a hembra en condiciones de temperatura alta (18°C). Esfera azul grande: fase sexual macho funcional; Esfera azul pequeña: fase sexual macho no funcional; Esfera rosa pequeña: fase sexual hembra no funcional; Esfera rosa grande: Fase sexual hembra funcional; P: puesta.

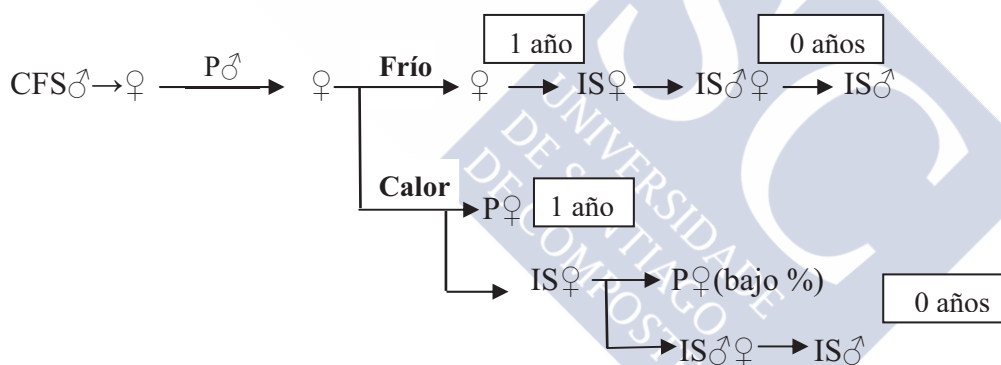


Fig. 9.25. Evolución de la clase sexual Cambio de fase sexual de macho a hembra, predominante en condiciones de fotoperiodo corto, a distintas temperaturas y edades. ♀: Clase sexual hembra pura; IS♂: Clase sexual Intersexual macho; IS♀: Clase sexual Intersexual hembra; IS♂♀: Clase sexual Intersexual macho hembra; CFS♂→♀: Clase sexual Cambio de fase sexual de macho a hembra; P♀: Puesta hembra

- El **fotoperiodo largo** favorece el desarrollo de nuevas series gametogénicas macho, con lo que la **Intersexualidad** se verá favorecida frente a los sexos puros y a los Cambios de sexo de macho a hembra.

El que predominen más los Intersexuales macho o hembra depende principalmente de la edad, ya que en 0 años la fase hembra está inmadura, y la fase macho la supera más rápidamente, con lo que predominan los Intersexuales macho, sin embargo, en 1 año de edad, la fase hembra está más madura, con lo que la fase macho tarda más en alcanzarla, predominando los Intersexuales hembra.

A su vez, que los Intersexuales hembra lleguen o no a puesta depende de la temperatura.

- Las **bajas temperaturas** (14° C) desaceleran la maduración de ambas fases sexuales. La puesta hembra está inhibida o muy desfavorecida.
 - Las **temperaturas altas** (18° C) aceleran la maduración de ambas fases sexuales. Con 1 año de edad, la puesta hembra está favorecida, sin embargo, con 0 años de edad, el desarrollo de la fase hembra está intrínsecamente desfavorecido en la primera mitad del desarrollo, con lo que habrá ausencia de puesta hembra o serán muy escasas.
- En conclusión, los dos factores actúan **independientemente**, el **fotoperiodo** determina que **clase sexual** predomina, ya que actúa sobre el desarrollo inicial de las fases sexuales, y la **temperatura** determina cómo **evolucionan** estas fases, ya que actúa sobre la maduración y puesta (Fig. 9.26).

Fotoperiodo	Clases sexuales predominantes	Evolución de las clases predominantes según la temperatura y edad			
		14° C		18° C	
		1 año	0 años	1 año	0 años
8 horas	CFS♂→♀ ♀, ♂	♀	IS♂♀	♀	IS ♀
		P♀ Inhibida por T ^a	P♀ Inhibida por T ^a y edad	P♀	P♀ Inhibida por edad
16 horas	Intersexuales	IS♂♀	IS♂	♀, IS♂	IS♂
		P♀ Inhibida por T ^a	P♀ Inhibida por T ^a y edad	P♀	P♀ Inhibida por edad

Fig. 9.26. Tabla resumen del efecto de la temperatura, el fotoperiodo y la edad en el sexo y las clases sexuales. ♂: Macho puro; ♀: Clase sexual hembra pura; IS♂: Clase sexual Intersexual macho; IS♀: Clase sexual Intersexual hembra; IS♂♀: Clase sexual Intersexual macho hembra; CFS♂→♀: Clase sexual Cambio de fase sexual de macho a hembra; P♀: Puesta hembra

- En la tabla vemos que con fotoperiodo largo y alta temperatura, en 1 año de edad aparecen Hembras puras, cuando deberían predominar los Intersexuales; sin embargo, la fase hembra que madura en el Intersexual macho inicial está madura, con lo cual el macho pone como Cambio de fase sexual de macho a hembra, y a continuación, la Hembra pura pone, surgiendo inmediatamente las nuevas fases sexuales.
- Al exponer a los animales a un factor favorable y otro desfavorable obtenemos un pico de Intersexuales macho-hembra, ya que ambas fases sexuales está retenidas en el mismo punto, y ambas se alcanzan.

Si el factor desfavorable es el fotoperiodo los IS♂♀ serán muy inmaduros (Spg – Spg y Ovg-OvV), mientras que si el factor desfavorable es la temperatura los IS♂♀ estarán en maduración (Ma y OvV).

- Finalmente, la funcionalidad sexual, o sexo, viene establecido por la edad, mientras que las clases sexuales dependen de las condiciones ambientales, sufriendo variaciones según la edad. Independientemente de la edad, la predominancia de un sexo u otro a distintas condiciones am-

bientales es meramente visual, es decir, un sexo se puede hacer más visible que otro; eso no quiere decir que se pueda forzar a una población a ser, por ejemplo, hembras, y a poner como tal. Lo que se debería hacer para ello sería coger una población de 1 año de edad o más y exponerlo a condiciones de alta temperatura y fotoperiodo largo, así se conseguirían mayoría de hembras en la población.

9.2. Acondicionamiento 2: Efecto del Fotoperiodo y la edad.

En este acondicionamiento se decidió mantener la temperatura ambiente (Fig. 3.9) y variar el fotoperiodo y edad de los animales (Fig. 9.27), ya que se vio que la edad era fundamental en la funcionalidad del animal, y se consideró que la luz era más determinante que la temperatura para el desarrollo de las fases sexuales.

Se cogieron individuos mayoritariamente en reposo restauración o indeterminados del medio natural en el período Octubre-Enero y se acondicionaron según el siguiente esquema:

	0 h luz	8 h luz	16 h luz	24h luz
0 años de edad	0h 0 años	8h 0 años	16h 0 años	24h 0 años
1 año de edad	0h 1 año	8h 1 año	16h 1 año	24h 1 año

Fig. 9.27. Tabla resumen de los factores aplicados en el segundo acondicionamiento.

9.2.1 Efecto del acondicionamiento 2 sobre el desarrollo de las Fases Sexuales

En el acondicionamiento 1, se vio que el fotoperíodo corto (8 horas de luz) reduce el desarrollo gametogénico al retrasar el desarrollo a nivel de mitosis (desarrollo de nuevas series gametogénicas) y meiosis en macho y hembra y en vitelogénesis, y que el largo (16 horas) lo estimulaba en esos mismos puntos. La pregunta era si la oscuridad total frena totalmente la gametogénesis y si la luz permanente acelera el desarrollo más que con 16 horas de luz; para responder a estas preguntas se planteó el Acondicionamiento 2.

➤ Población acondicionada y su evolución en el medio Natural

- Clase de edad 0 años

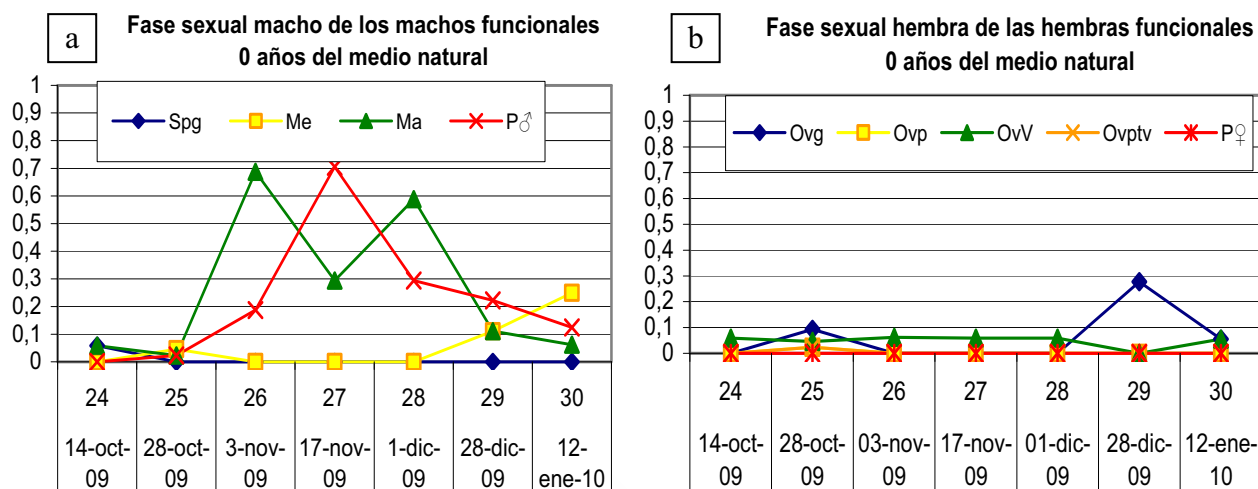


Fig. 9.28. Grado de desarrollo de las fases sexuales macho (a) y hembra (b) de 0 años de edad en el medio natural.

Hay un alto porcentaje inicial de Indeterminados, por lo que hay pocas series gametogénicas en desarrollo, y estas están a nivel de espermatogonias y maduración, en el caso de los machos.

Entre el 3 de noviembre y el 28 de diciembre, el desarrollo de la fase macho está acelerada, ya que surgen picos continuos de maduración sin que se observe la primera mitad del desarrollo, y entran inmediatamente en puesta. A partir del 28 de diciembre el desarrollo se ralentiza, se observan las meiosis y la maduración y puesta se mantienen en el tiempo (Fig. 9.28a).

Por otro lado, la fase sexual hembra está muy poco desarrollada, los ovocitos vitelogénicos se mantienen sin madurar y las ovogonias se acumulan sin pasar a previtelogénicos (Fig. 9.28b)

- Clase de edad 1 año

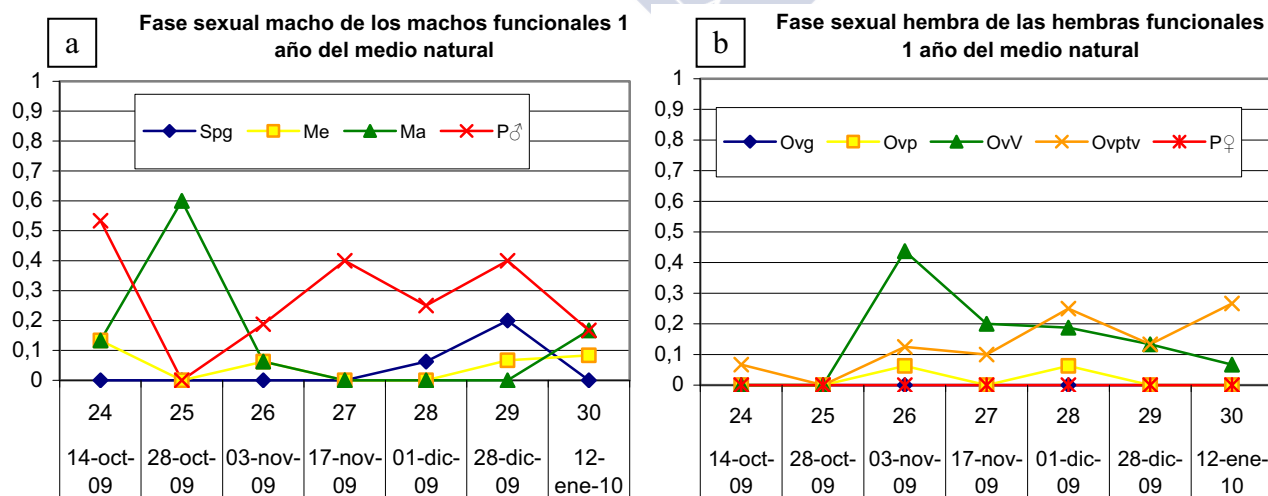


Fig. 9.29. Grado de desarrollo de las fases sexuales macho (a) y hembra (b) de 1 año de edad en el medio natural.

Partimos de un población donde los machos funcionales están en puesta y entrando en Reposo-restauración.

Como ocurre con 0 años de edad (Fig. 9.28a), al inicio del periodo de acondicionamiento surge un pico de maduración macho sin que se observen las etapas anteriores de desarrollo, y a continuación entran en puesta, que se extienden en el tiempo. Al final el desarrollo se ralentiza y se observa como surgen las nuevas series (espermatogonias), pasan a meiosis y de ahí a maduración (Fig. 9.29a).

Respecto a las hembras funcionales, al igual que ocurre con 0 años de edad (Fig. 9.28b), las fases hembra funcionales apenas varían su grado desarrollo durante todo el periodo, con la diferencia de que las hembras funcionales de 1 año de edad presentan un mayor desarrollo (Fig. 9.29b)

➤ Condiciones muy desfavorables (0 horas de luz)

- Clase de edad 0 años

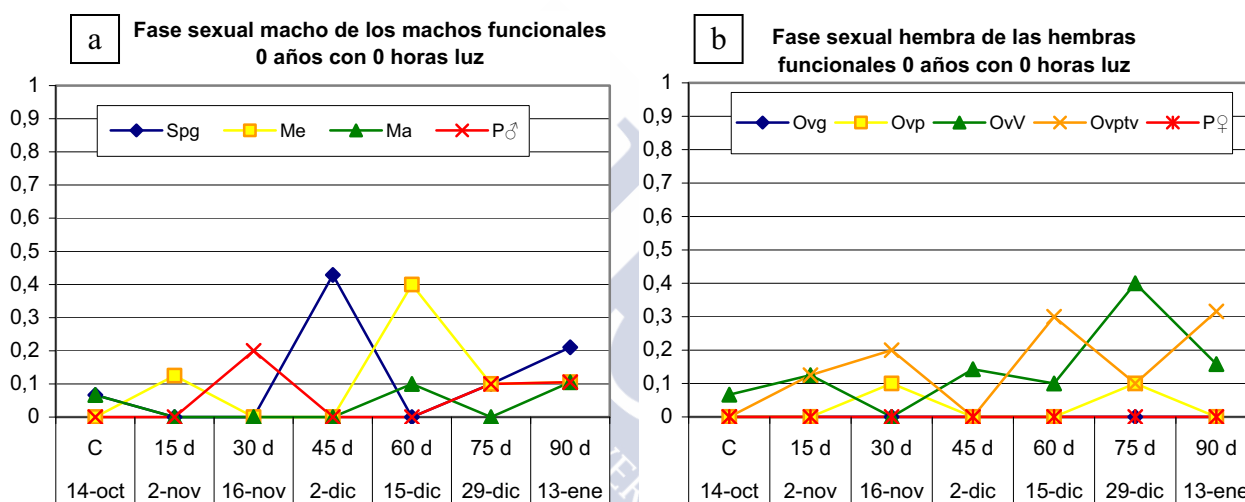


Fig. 9.30. Grado de desarrollo de las fases sexuales macho (a) y hembra (b) de 0 años de edad en condiciones de 0 horas de luz.

En la fase sexual macho (Fig. 9.30a) el proceso está muy ralentizado, las espermatogonias iniciales pasan lentamente a meiosis, a maduración a los 60 días y a puestas a los 75. A los 30 días hay una puesta correspondiente a los maduros iniciales, lo que indica que la maduración también está un poco decelerada. A los 45 surge un pico de espermatogonias correspondientes a los Interminados que empiezan a desarrollarse, y se acumulan (meiosis desacelerada), luego pasan a meiosis y lentamente a maduros. El desarrollo gametogénico macho no se frena totalmente pero se ralentiza intensamente.

Respecto a la fase hembra (Fig. 9.30b), la maduración está menos ralentizada que en el medio natural, ya que aparecen postvitelogénicos desde el inicio, pero no se consiguen puestas. Hay dos pequeños picos de previtelogénicos. La vitelogénesis está muy ralentizada y las puestas hembra frenadas. Parece que las fases sexuales hembra están más potenciadas que las macho, pero puede ser que al tardar más en desarrollarse las macho, las hembra sean más visibles.

- Clase de edad 1 año

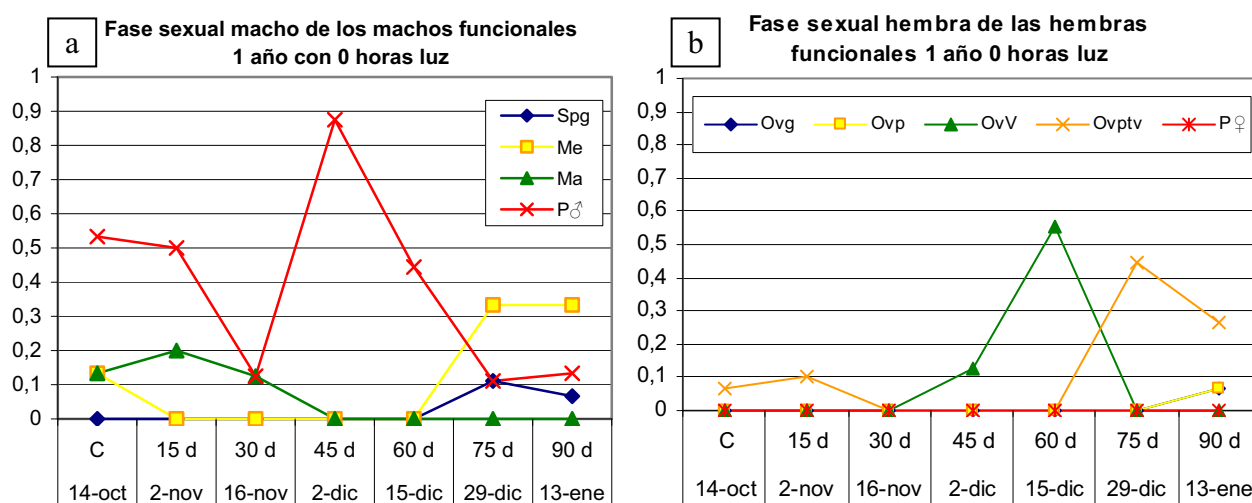


Fig. 9.31. Grado de desarrollo de las fases sexuales macho (a) y hembra (b) de 1 año de edad en condiciones de 0 horas de luz.

En la fase sexual macho (Fig. 9.31a), desaparece el pico inicial de maduración, la meiosis y las espermatozonias surgen más tarde y las puestas se acumulan. Todo el desarrollo está ralentizado respecto al medio natural.

La fase sexual hembra (Fig. 9.31b) también parece ralentizada, ya que los ovocitos previtelogénicos no aparecen hasta el final del acondicionamiento. Respecto a la segunda mitad del desarrollo, las diferencias que se observan respecto al medio (Fig. 9.29b) se explican por una diferente localización de las puestas macho que hacen visible a la fase hembra.

Resumen de los efectos de la ausencia de luz sobre el desarrollo de las fases sexuales (FS) a través de sus series gametogénicas (SG)

En general **decelera** el inicio y desarrollo de ambas **fases sexuales**, aunque no las frena totalmente.

SG ♂: Desarrollo de nuevas series gametogénicas y Meiosis desacelerados.

SG ♀: Meiosis ralentizada.

El efecto sobre las dos clases de edad es el mismo, la diferencia radica en un distinto punto de desarrollo inicial, en la fase sexual macho, y, en la hembra, en que en 0 años de edad, al estar el macho frenado, la funcionalidad hembra se hace más visible.

➤ **Condiciones desfavorables (8 horas de luz)**

- **Clase de edad 0 años**

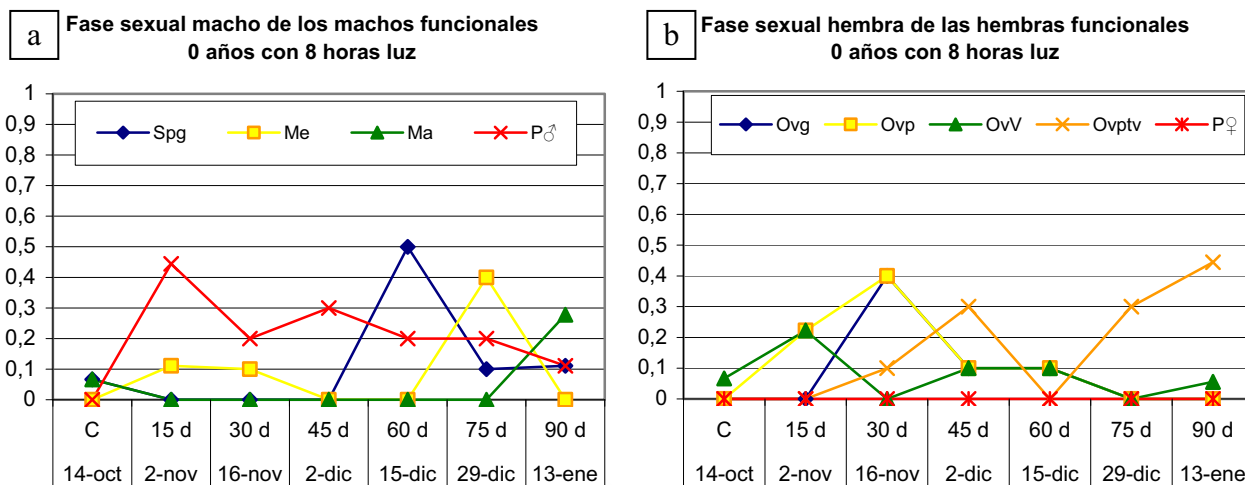


Fig. 9.32. Grado de desarrollo de las fases sexuales macho (a) y hembra (b) de 0 años de edad en condiciones de 8 horas de luz.

El desarrollo de una nueva fase macho, marcada en el medio natural (Fig. 9.28a) por el pico de maduración inicial, tarda 90 días en surgir en el acondicionamiento (Fig. 9.32a), y se ven todas las etapas previas de desarrollo. Por otro lado, el pico inicial de espermatogonias pasa lentamente a meiosis y ahí se acumulan y pasan lentamente a maduración. Las puestas macho se extienden en el tiempo.

La fase sexual hembra es más visible (Fig. 9.31b), debido a la ralentización de la fase macho. Las ovogonias y los ovocitos previtelogénicos se acumulan y progresan muy lentamente. Parece que la fase hembra está más madura que en el medio natural.

- **Clase de edad 1 año**

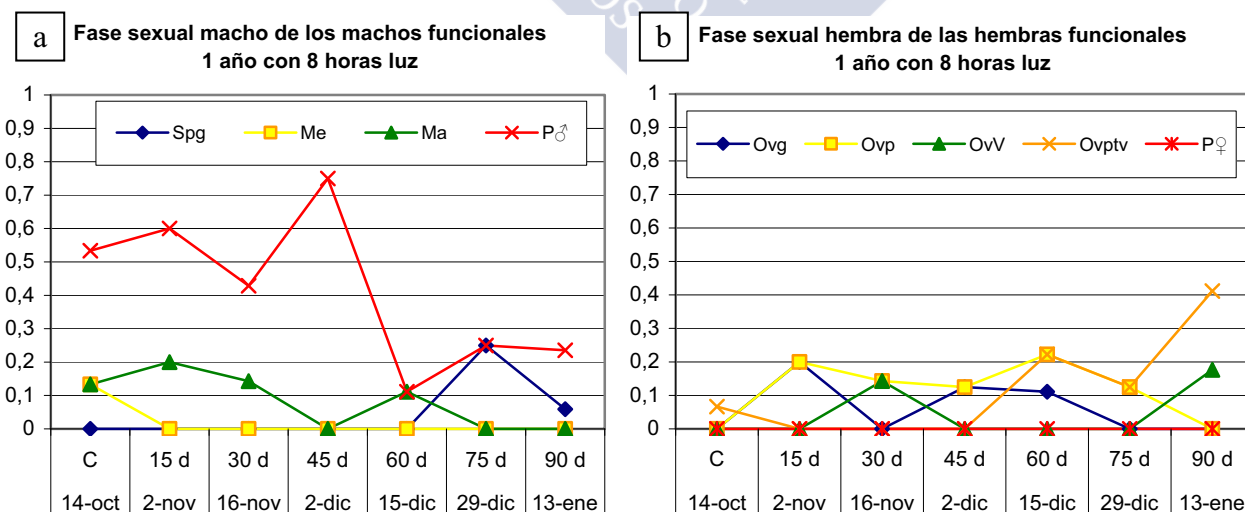


Fig. 9.33. Grado de desarrollo de las fases sexuales macho y hembra de 1 año de edad en condiciones de 8 horas de luz.

Lo mismo que ocurre con 0 años de edad (Fig. 9.32a), la nueva fase sexual macho, marcada en el medio natural (Fig. 9.29a) por un pico de maduración, en el acondicionamiento (Fig. 9.33a) surge a los 75 días en forma de espermatogonias. Las meiosis iniciales pasan lentamente a maduración, las cuales se acumulan y pasan lentamente a puesta, las cuales se extienden en el tiempo.

El proceso está ralentizado respecto al medio natural, las puestas se alargan, la maduración se ralentiza, las nuevas series gametogénicas están desaceleradas y la meiosis ralentizada.

La fase hembra está ralentizada en la primera mitad del desarrollo (Fig. 9.33b), los Ovp que surgen a los 15 días se mantienen 75 días. Asimismo, las ovogonias se acumulan y se mantienen prácticamente durante todo el acondicionamiento.

Resumen de los efectos de 8 horas de luz sobre el desarrollo de las fases sexuales (FS) a través de sus series gametogénicas (SG)

Se produce una **desaceleración** del desarrollo en relación al medio natural, pero **menor** que a 0 horas luz.

Si eliminamos los efectos comunes de la baja temperatura sobre la maduración y las puestas, tenemos el siguiente efecto.

SG ♂: Desarrollo de nuevas series gametogénicas y meiosis ralentizados.

SG ♀: Desarrollo de nuevas series gametogénicas y meiosis ralentizadas.

No se ven diferencias entre las dos clases de edad.

➤ Condiciones favorables (16 horas de luz)

- Clase de edad 0 años

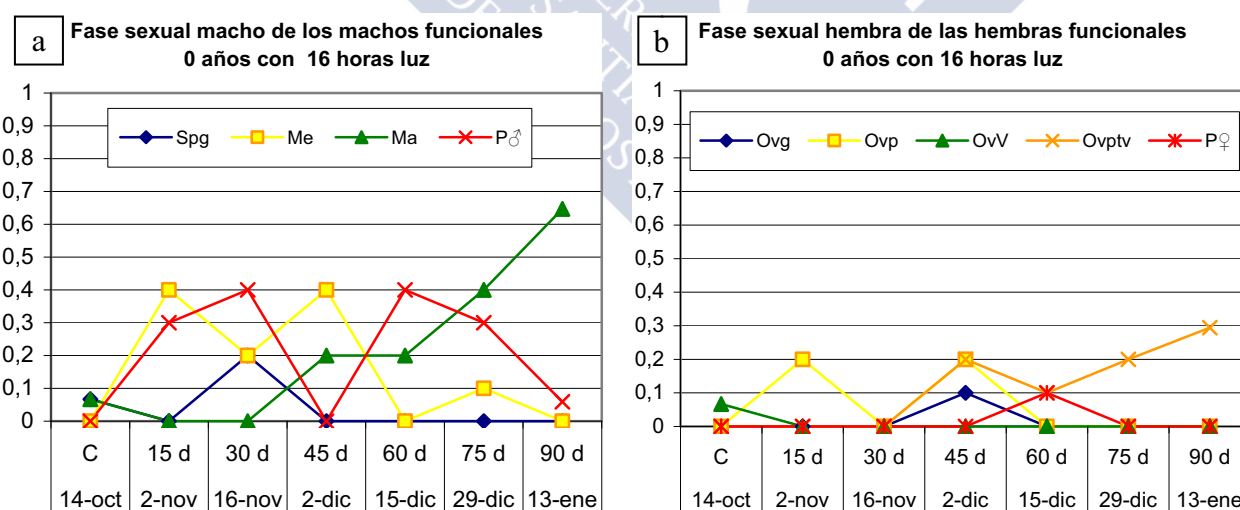


Fig. 9.34. Grado de desarrollo de las fases sexuales macho (a) y hembra (b) de 0 años de edad en condiciones de 16 horas de luz.

La velocidad de desarrollo de la fase sexual macho (Fig. 9.34a) es mucho mayor que en el medio natural (Fig. 9.28.a); se consiguen completar 2 ciclos gaméticos con puestas, frente a uno del medio natural.

Hay dos picos de meiosis iniciales que dan lugar a puestas; esto indica que la fase sexual macho, con un fotoperiodo de 16 horas es capaz de desarrollar y madurar dos fases sexuales.

Al final del acondicionamiento la maduración se acumula (Fig. 9.34a); esto se debe a que en este momento la temperatura desciende (Fig. 3.11) (recordar que es temperatura ambiental y que no está controlada).

Hay muy pocas hembras funcionales debido al alto desarrollo del macho (Fig. 9.34b); esto hace que haya puntos de la fase sexual hembra que no se observen. Sin embargo, se puede ver que la meiosis está estimulada, ya que a los 15 días de acondicionamiento aparece un pico de meiosis, cuando en el medio natural este pico es de ovogonias y es menor (Fig. 9.28b). Además, el pico de ovogonias que en el medio natural surge al final del periodo de acondicionamiento, con 16 horas se adelanta a la mitad del periodo (Fig. 9.34b). Por otro lado, los ovocitos vitelogénicos que se observan en el medio natural (Fig. 9.28b), en acondicionamiento aparecen como ovocitos postvitelogénicos e incluso hay puesta hembra, aunque en muy bajo porcentaje.

La puesta hembra parece indicar que la temperatura no es suficientemente baja como para inhibir la puesta (Fig. 3.11). Los ovocitos postvitelogénicos que no alcanzan la puesta entran en atresia.

- Clase de edad 1 año

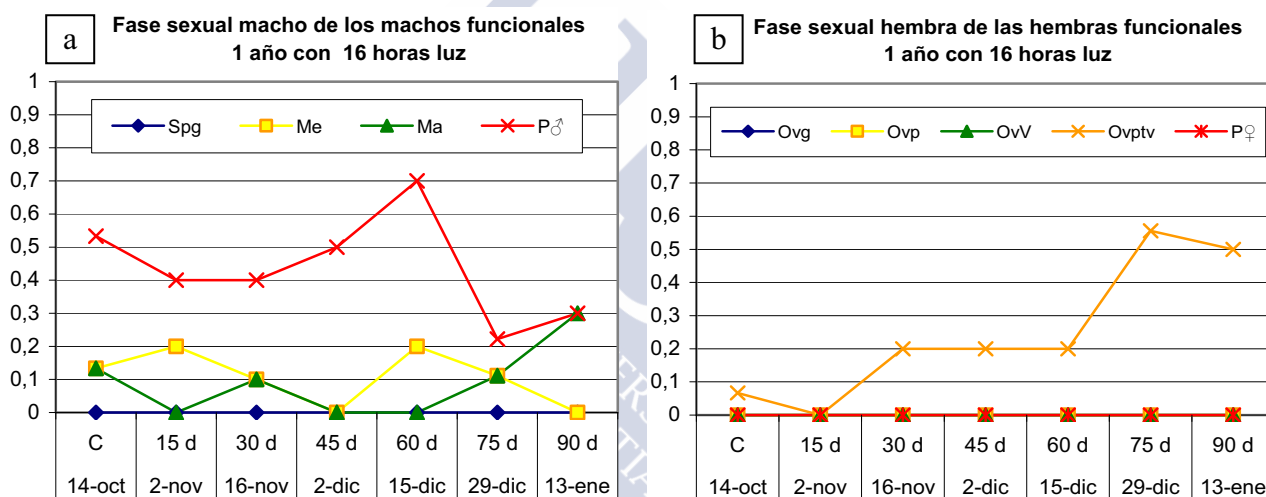


Fig. 9.35. Grado de desarrollo de las fases sexuales macho (a) y hembra (b) de 1 año de edad en condiciones de 16 horas de luz.

La fase macho está tan acelerada que se observa como en puesta continua (Fig. 9.35a). Hay aportes de nuevas fases sexuales que se visualizan como picos de meiosis que pasan rápidamente a maduración y puesta. Se completan dos ciclos gametogénicos.

La fase sexual hembra (Fig. 9.35b) está muy acelerada, ya que todas las hembras funcionales hembra están maduras. Sin embargo, no hay puesta, y al final del acondicionamiento los ovocitos maduros están atrésicos en su mayoría. Se desconoce porque ocurre esto, ya que la temperatura del agua debería ser la misma que para 0 años de edad, donde si hay una puesta, sin embargo está claro que este pequeño porcentaje de individuos que entran en puesta hembra tienen unas condiciones más favorables, posiblemente su ubicación dentro del tanque.

Resumen de los efectos de 16 horas de luz sobre el desarrollo de las fases sexuales (FS) a través de sus series gametogénicas (SG)

Se produce una **aceleración** del desarrollo en relación al medio natural.

SG ♂: Desarrollo de nuevas series gametogénicas favorecidas y meiosis acelerada. Se completan dos ciclo gaméticos con puesta.

SG ♀: Meiosis y Vitelogénesis acelerada.

Se alcanza la madurez de la fase hembra antes que en el medio natural, pero, al no alcanzar la puesta (salvo una pequeña excepción) estos entran en **atresia**, cosa que en medio natural no ocurre.

➤ **Condiciones muy favorables (24 horas de luz)**

- **Clase de edad 0 años**

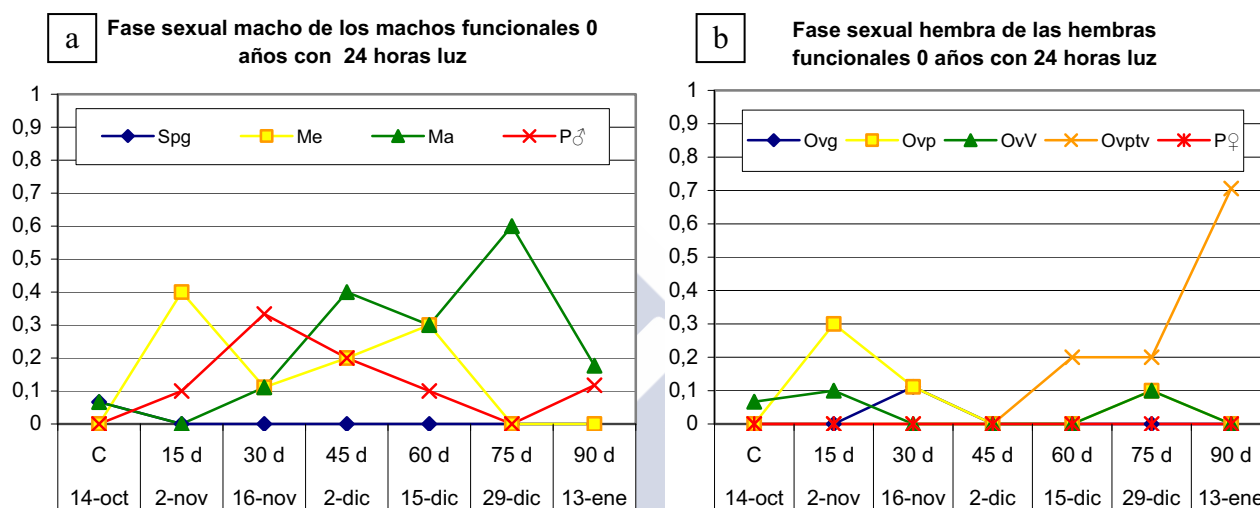


Fig. 9.36. Grado de desarrollo de las fases sexuales macho (a) y hembra (b) de 0 años de edad en condiciones de 24 horas de luz.

Se completan dos ciclos gametogénicos macho y, al final del acondicionamiento se observa la puesta del tercer ciclo (Fig. 9.36a). Surgen tres nuevas fases sexuales macho, marcados por picos de meiosis, el 2 de noviembre, el 2 de diciembre y el 15 de diciembre. La maduración pasa rápidamente a puesta, que se ve como un único pico, excepto al final del acondicionamiento, cuando la temperatura desciende y la maduración tarda más en pasar a puesta.

En la fase sexual hembra (Fig. 9.36b) se observa el desarrollo de nuevas series hembra que en el medio natural no se ven (Fig. 9.28b) en forma de meiosis, tanto al inicio como al final del acondicionamiento. Se alcanza la madurez al final del acondicionamiento, cuando la temperatura es demasiado baja como para que haya puestas, con lo que los ovocitos postvitelogénicos entran en atresia.

- Clase de edad 1 año

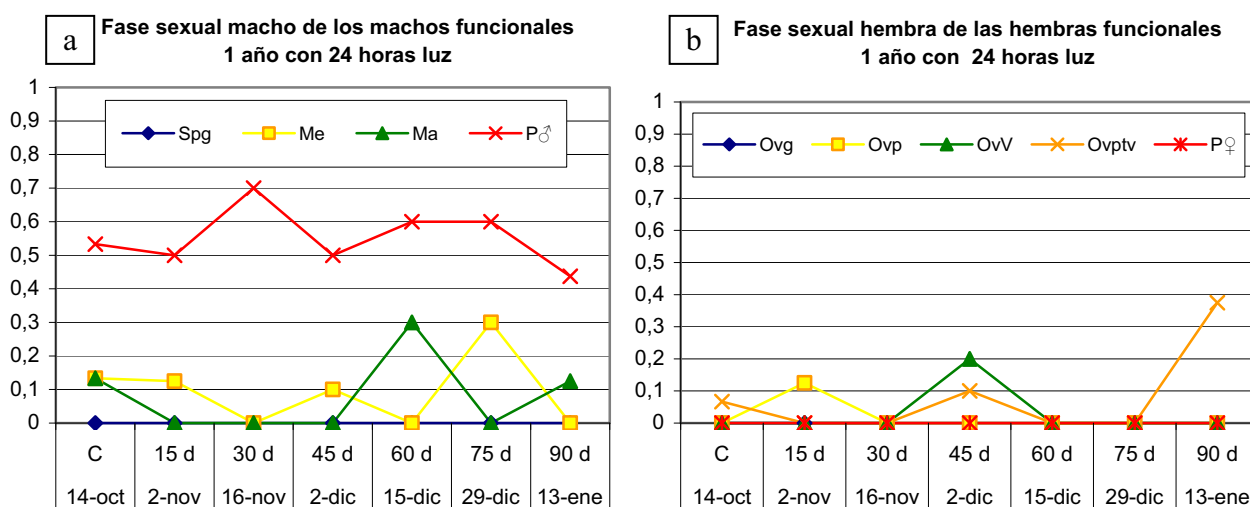


Fig. 9.37. Grado de desarrollo de las fases sexuales macho (a) y hembra (b) de 0 años de edad en condiciones de 24 horas de luz.

El proceso se acelera tanto que es difícil distinguir el número de ciclos gametogénicos macho que se desarrollan y ponen (Fig. 9.37a), ya que siempre hay un importante porcentaje de machos en puesta. Durante el acondicionamiento se observa el desarrollo de 4 nuevas fases sexuales macho, en forma de picos de meiosis; de estas 4, tres de ellas parecen llegar a puesta, mientras la última acaba el acondicionamiento en maduración, predominantemente.

El alto porcentaje de machos en puesta enmascara la fase sexual hembra (Fig. 9.37b); sin embargo se ve que hay un rápido paso de ovocitos previtelogénicos a ovocitos vitelogénicos. Los ovocitos maduros surgen pronto, pero no hay puesta, entrando en atresia.

Resumen de los efectos de 24 horas de luz sobre el desarrollo de las fases sexuales (FS) a través de sus series gametogénicas (SG)

SG ♂: Desarrollo de ciclos gametogénicos macho continuos (con mayor efecto limitado en 0 años de edad), meiosis acelerada.

SG ♀: Meiosis y Vitelogénesis acelerada.

El desarrollo gametogénico macho está muy acelerado respecto al medio natural, y en la clase de 1 año de edad se consiguen puestas continuas de macho, originadas por un desarrollo continuo de nuevas fases sexuales macho; sin embargo, con 0 años de edad, al final del acondicionamiento, cuando la temperatura descende, la maduración de las nuevas fases sexuales se ralentiza más que con 1 año de edad. Esto demuestra que el efecto estimulante del **fotoperiodo** sobre el desarrollo de las series gametogénicas macho está más **limitado** con **0 años** de edad. Esto tiene sentido, ya que estos animales están desarrollando su primer ciclo gametogénico, y en el primer acondicionamiento también se observó un límite en el efecto de las condiciones favorables (Fig. 9.6).

Hay que destacar también de este acondicionamiento, que aunque se alcance la madurez hembra, si las condiciones de temperatura no son las adecuadas, los ovocitos postvitelogénicos entran en atresia. Con lo que un acondicionamiento con **fotoperiodo largo** pero **baja temperatura** favorece las **puestas macho**, que serán más abundantes cuanto más largo sea el fotoperiodo, pero inhibe las puestas hembra, su fase sexual se desarrolla, pero entrará en atresia al alcanzar la madurez.

9.2.1.1 Resumen de los efectos del acondicionamiento 2 sobre las fases sexuales a través de sus series gametogénicas:

		0 horas	8 horas	16 horas	24 horas
SG ♂	Me ♂	-	-	+	+
	Maduración	0	0	0	0
	Puestas ♂	0	0	0	0
SG ♀	Me ♀	-	-	+	+
	Vitelogénesis	-	-	+	+
	Maduración	0	0	0	0
	Puesta ♀	0	0	0	0

Fig. 9.38. Tabla resumen de los efectos del acondicionamiento 2 sobre el desarrollo de las fases sexuales macho y hembra. SG: Serie Gametogénica; ♂: Macho; ♀: Hembra; Me: Meiosis; -: Efecto negativo o ralentizador; +: Efecto positivo o estimulante; 0: ausencia de efecto sobre ese punto de desarrollo.

Como ya se vio en el anterior acondicionamiento, el **fotoperiodo** actúa sobre la **primera mitad de desarrollo** de ambas fases sexuales. Durante este acondicionamiento la temperatura, que era la ambiental de Galicia, sufrió una variación desde 17,5° C al inicio del acondicionamiento hasta una media de 14° C al final del acondicionamiento (Fig. 3.11); por esta razón, en todas las condiciones de fotoperiodo, al final del acondicionamiento se reduce la velocidad de maduración y puesta.

- La **ausencia de fotoperiodo** (0 horas), independientemente de la edad y con alimento ad libitum, no inhibe el desarrollo gametogénico, simplemente lo ralentiza; lo que significa que el fotoperiodo **no** es un **factor limitante** del ciclo gametogénico.
- Un **fotoperiodo corto**, de 0 a 8 horas de luz **desacelera** el desarrollo de ambas fases sexuales, en su inicio, a nivel de meiosis, macho y hembra, y de vitelogénesis. Cuanto menor es el fotoperiodo, mayor es el efecto ralentizador, pero este efecto no es exponencial, sino que llega a meseta, es decir, a 0 horas no se inhibe el desarrollo.
- Un **fotoperiodo largo** de 16 a 24 horas de luz **acelera** el desarrollo de nuevas series gametogénicas y de las ya existentes mediante una acción mitótica, meiótica y vitelogénica. A mayor fotoperiodo, mayor es el efecto acelerador. La limitación de este efecto depende de la edad, con 1 año de edad se consiguen puestas macho continuas, mientras que con 0 años no es así.
- Respecto a la **edad**, el efecto ralentizador del fotoperiodo corto, sobre ambas series gametogénicas, es mayor en 0 años de edad que en 1 año de edad. Asimismo, el efecto estimulante del fotoperiodo largo está limitado, en 0 años de edad, siendo esta limitación más intensa en la serie gametogénica hembra.

- La **temperatura** es un **factor limitante** del desarrollo gonadal, en el punto de la puesta hembra.
- Al final del acondicionamiento, todas las hembras maduras presentaban un nivel más o menos avanzado de atresia. La fase hembra se desarrolla y madura pero, al estar inhibida la puesta, se produce la reabsorción de los ovocitos. Es decir, la **baja temperatura** parece activar la señal de activación del proceso de **atresia**, que en el medio natural se produciría en septiembre, después de las puestas y antes de que las ostras entren en reposo. Habría que ampliar el acondicionamiento a ver si estas ostras entran en reposo, aunque esto es dudoso, ya que la fase macho continúa surgiendo y desarrollándose.

9.2.2 Efecto del fotoperiodo sobre el sexo (funcionalidad sexual) y las clases sexuales

En este caso el porcentaje de parasitados era muy bajo con lo que el desvío provocado en los resultados es mínimo.

➤ Población acondicionada y su evolución en el medio Natural

- Clase de edad 0 años

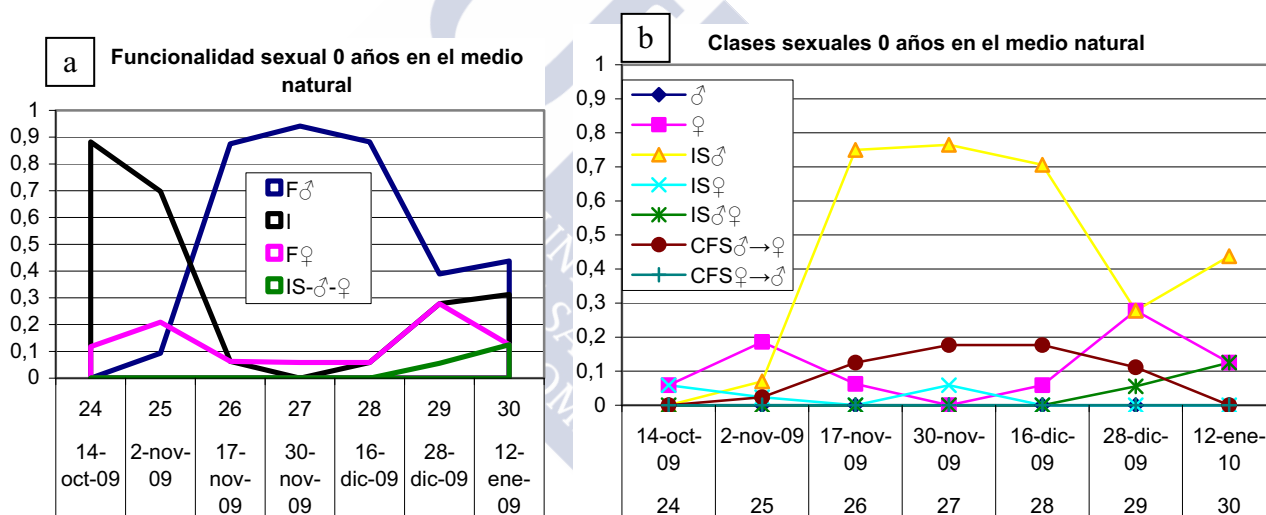


Fig. 9.39. a. Sexo (funcionalidad sexual) de la población 0 años de edad en el medio natural. b. Clases sexuales de la población 0 años de edad en el medio natural. F♂: Funcionalidad sexual macho; F♀: Funcionalidad sexual hembra; I: Indeterminado; ♂: Clase sexual macho puro; ♀: Clase sexual hembra pura; IS♂: Clase sexual Intersexual macho; IS♀: Clase sexual Intersexual hembra; IS♂♀: Clase sexual Intersexual macho hembra; CFS♂→♀: Clase sexual Cambio de fase sexual de macho a hembra; CFS♀→♂: Clase sexual Cambio de fase sexual de hembra a macho.

En la población de 0 años de edad hay un gran pico inicial de Indeterminados (Fig. 9.39.a), ya que aún no desarrollaron su primera gónada. A continuación surge un gran pico de funcionalidad macho, ya que la fase hembra está inmadura y frenada en vitelogénesis (Fig. 9.28.b). Al final del periodo surge de nuevo un pico de Indeterminados, resultado de las puestas macho, ya el desarrollo de las nuevas series gametogénicas está muy ralentizado.

Inicialmente hay un 20% de hembras puras inmaduras y frenadas en la vitelogénesis (Fig. 9.28.b), con lo que la fase sexual macho se desarrolla, las adelanta y originan Intersexuales macho (Fig. 9.39.b). Los Intersexuales macho al entrar en puesta generan los Cambios de fase sexual de macho a hembra que permiten que las hembras puras resurjan. Sin embargo, la fase sexual macho, que se de-

sarrolla más lentamente al final de periodo, alcanza de nuevo a la hembra, aparecen los Intersexuales macho-hembra, o la adelantan, incrementándose los Intersexuales macho.

- **Clase de edad 1 año**

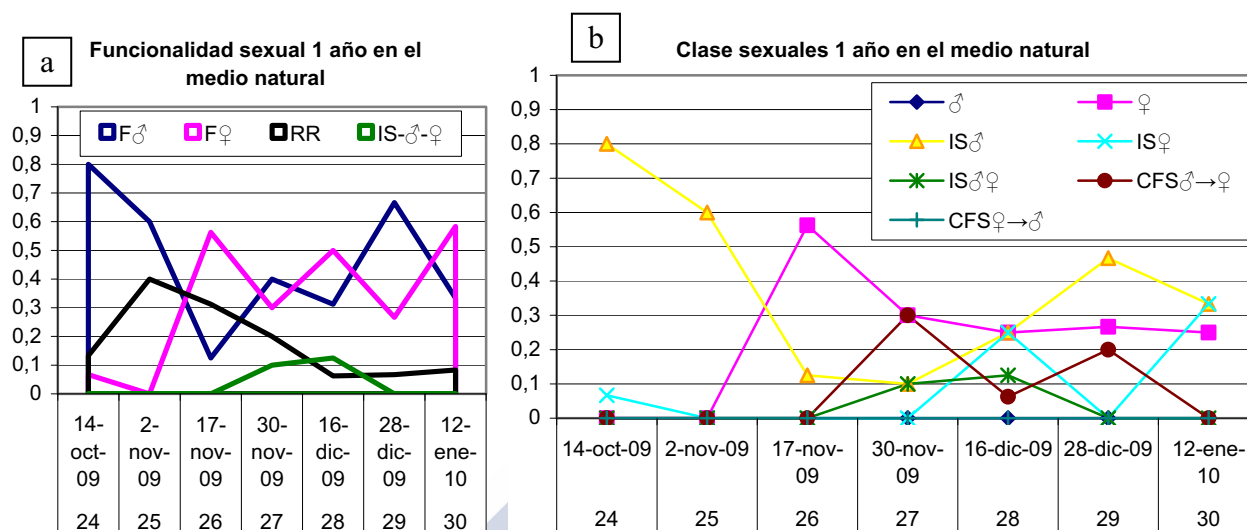


Fig. 9.40. a. Sexo (funcionalidad sexual) de la población 1 año de edad en el medio natural. b. Clases sexuales de la población 1 año de edad en el medio natural.

Se parte de una población que está, mayoritariamente, en Reposo-restauración ó está entrando en ella (Fig. 9.40a) a continuación de la puesta de la fase macho (Fig. 9.29a). Durante todo el periodo se detectaron individuos en Reposo-Restauración.

Hay un mayor equilibrio de funcionalidades macho y hembra (Fig. 9.40a); sin embargo, la hembra no pone, con lo que los cambios de funcionalidad predominante se deben al desarrollo, adelantamiento y puesta de la fase macho.

Las puestas de los machos funcionales iniciales hacen visible la funcionalidad hembra, en forma de Hembras puras (Fig. 9.40b); sin embargo, la fase sexual macho se empieza a desarrollar de nuevo (surgen los Intersexuales hembra), alcanza a la fase hembra (Intersexual macho-hembra), o la sobrepasa (Intersexual macho), con lo que la funcionalidad hembra se reduce; remontando de nuevo con las puestas de Cambios de fase sexual de macho a hembra, para ser de nuevo sobrepasada por el macho.

➤ Condiciones muy desfavorables (0 horas de luz)

- Clase de edad 0 años

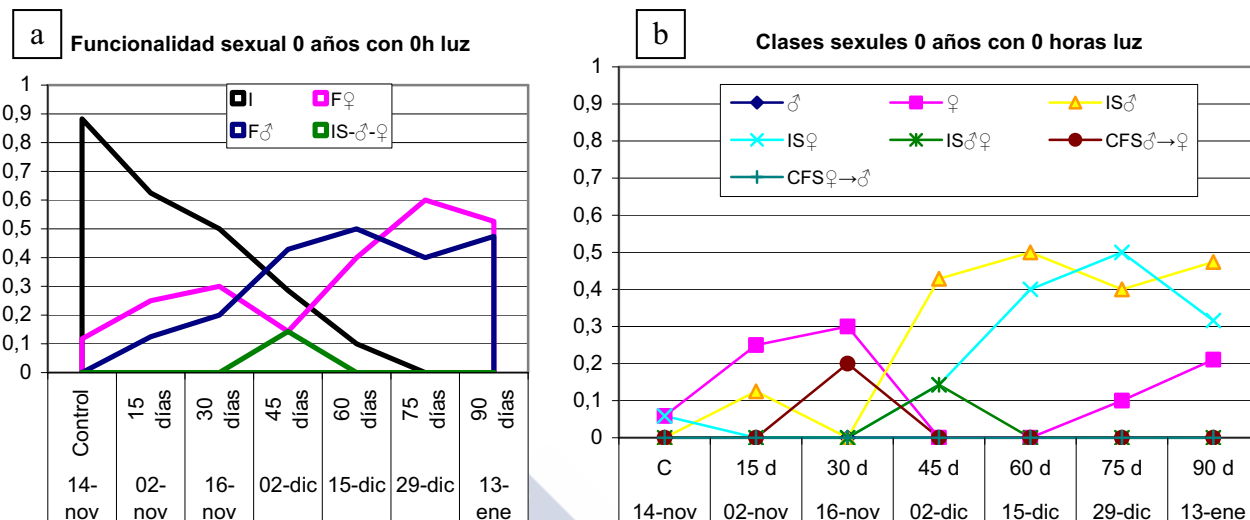


Fig. 9.41. a. Sexo (funcionalidad sexual) de la población 0 años de edad en condiciones de 0 horas de luz. b. Clases sexuales de la población 0 años de edad en condiciones de 0 horas de luz.

El porcentaje de Indeterminados desciende lentamente porque la generación de nuevas series gametogénicas está ralentizada (Fig. 9.41a). Parece que hay una mayor predominancia de la funcionalidad hembra respecto al medio natural (Fig. 9.39a), pero es porque, tras las puestas macho a los 30 días de acondicionamiento (Fig. 9.30a), la fase macho tarda más en surgir. Cuando la fase sexual macho se desarrolla, en algunos casos alcanza a la hembra y surge un pico de Intersexuales macho-hembra; en otros no la alcanza (Intersexuales hembra) y, en otros la adelanta (Intersexual macho) (Fig. 9.41b). Con la puesta de la fase macho se hace visible de nuevo la funcionalidad hembra (Fig. 9.41a).

- Clase de edad 1 año

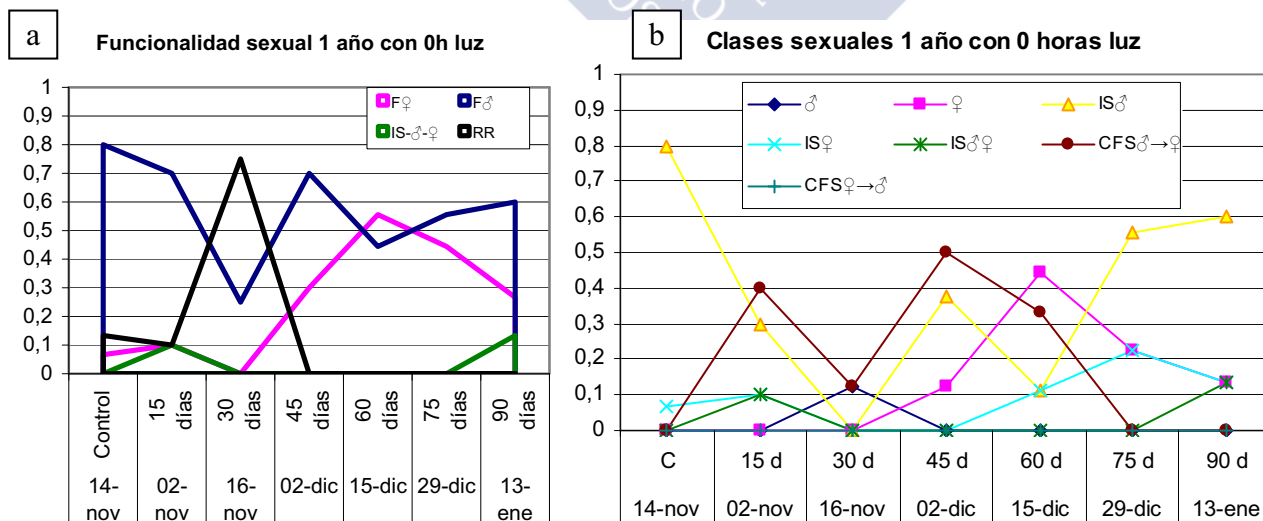


Fig. 9.42. a. Sexo (funcionalidad sexual) de la población 1 año de edad en condiciones de 0 horas de luz. b. Clases sexuales de la población 1 año de edad en condiciones de 0 horas de luz.

Los estadios de Reposo- restauración están concentrados a los 30 días (Fig. 9.42a), 15 días más tarde que el máximo del medio natural, ya que la maduración y puesta está ralentizadas.

La fase sexual hembra está desacelerada en dos puntos por el fotoperiodo (meiosis y vitelogénesis), mientras que el macho sólo en uno (meiosis), por eso predomina la funcionalidad macho a la salida del RR (Fig. 9.42a), llegando a madurez lentamente y poniendo sin desarrollar una nueva fase sexual macho (alta presencia de Cambio de Fase sexual de macho a hembra), con lo que a continuación vuelve a incrementarse la funcionalidad hembra (Hembras puras), surgiendo de nuevo la fase sexual macho y al sobrepasar a la fase sexual hembra se recupera la predominancia de la funcionalidad macho (Fig. 9.42)

Resumen de los efectos de la ausencia de luz sobre el sexo (funcionalidad sexual) y las clases sexuales

La ausencia de luz **sincroniza** la entrada en **reposo-restauración** en animales de 1 año de edad. También **atrás** el desarrollo de la **primera gónada** en animales de 0 años de edad.

Las clases sexuales **Cambio de fase sexual de macho a hembra** y **Hembras puras** se hacen más frecuentes.

➤ Condiciones desfavorables (8 horas de luz)

- Clase de edad 0 años

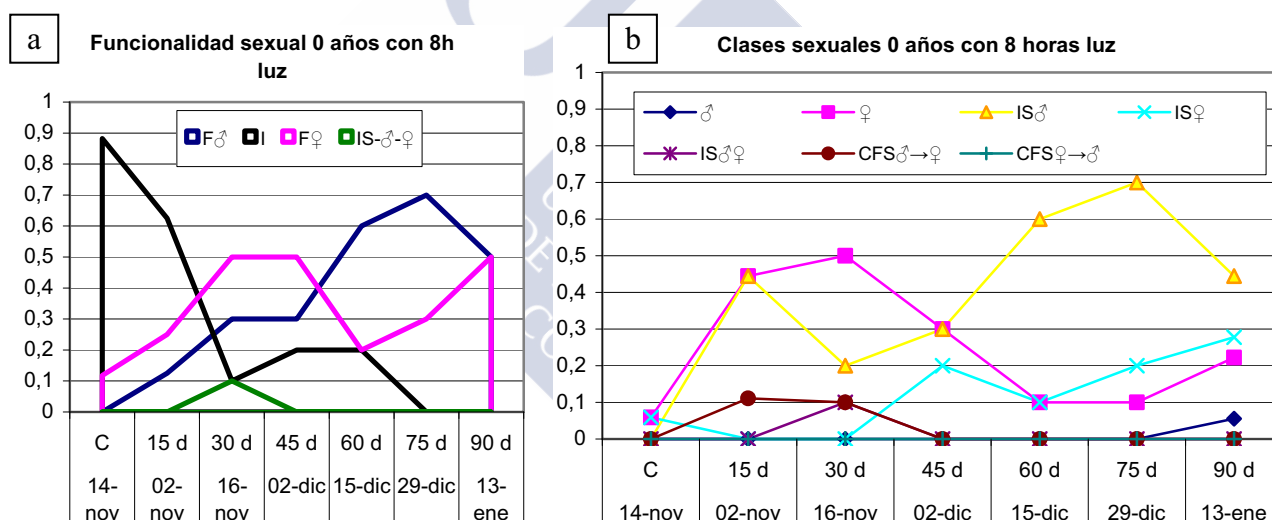


Fig. 9.43. a. Sexo (funcionalidad sexual) de la población 0 años de edad en condiciones de 8 horas de luz. b. Clases sexuales de la población 0 años de edad en condiciones de 8 horas de luz.

Los Indeterminados (Fig. 9.43a) descienden a la misma velocidad que en el medio natural (Fig. 9.39a), pero su evolución varía a causa de la dispersión de las puestas macho (Fig. 9.32a) en relación al medio natural (Fig. 9.29a). El pico inicial de puestas macho hace predominante a la funcionalidad hembra (Fig. 9.43a) en forma de Hembras puras (Fig. 9.43b); sin embargo, estas no se mantienen al ser alcanzadas por la nueva fase macho en desarrollo (Intersexuales macho-hembra) y adelantadas (Intersexuales macho), haciéndose de nuevo predominante la funcionalidad macho

- Clase de edad 1 año

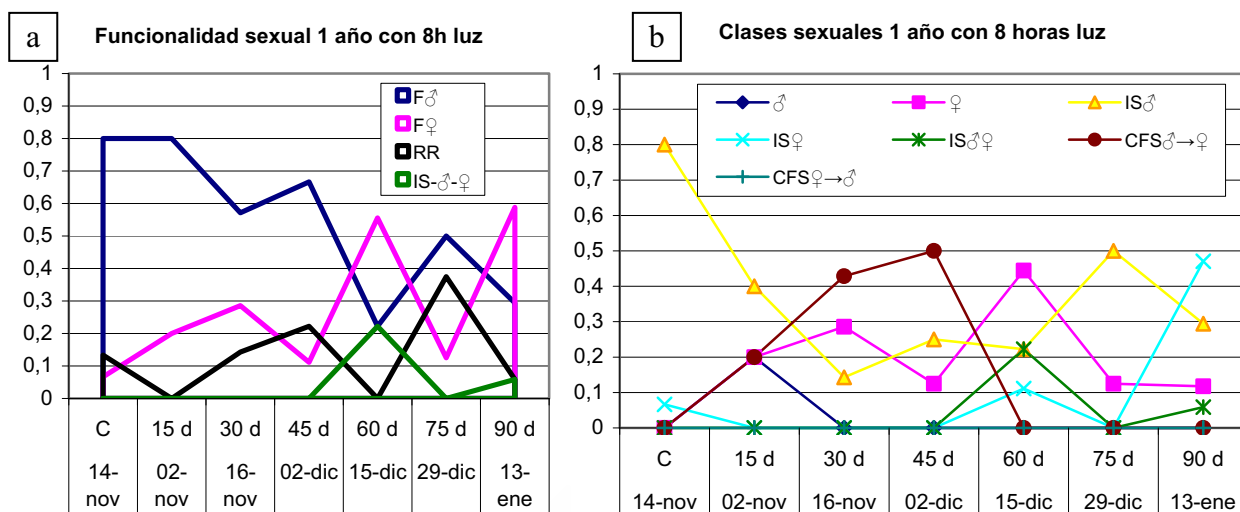


Fig. 9.44. a. Sexo (funcionalidad sexual) de la población 1 año de edad en condiciones de 8 horas de luz. b. Clases sexuales de la población 1 año de edad en condiciones de 8 horas de luz.

La Meiosis y maduración está desaceleradas, con lo que las puestas son más tardías y espaciadas, y por lo tanto los individuos tardan más en entrar en Reposo-restauración (Fig. 9.44a). Las puestas iniciales se mantienen a lo largo del tiempo (Fig. 9.33a); esto hace que la entrada en RR sea muy descoordinada, además, hay un porcentaje de machos retenidos en maduración que van pasando progresivamente a puesta; esto incrementa la descoordinación.

Al igual que a 0 horas de luz, la generación de nuevas series gametogénicas macho está desfavorecida, con lo que aparece un importante pico de Cambios de fase sexual de macho a hembra, lo que conlleva el aumento de Hembras puras. Pero la fase sexual macho surge (Intersexual Hembra), las alcanza (Intersexual macho hembra) o las supera (Intersexual Macho) (Fig. 9.44b).

Hay un pico de Machos puros (Fig. 9.44b) en puesta que entrarán en Reposo a continuación (Fig. 9.44a)

Resumen de los efectos de 8 horas de luz sobre el sexo (funcionalidad sexual) y las clases sexuales

Un fotoperiodo de 8 horas de luz produce una mayor **descoordinación** en la entrada en **reposo-restauración**, ya que las puestas macho también son menos sincronizadas.

La salida de la **Indeterminación** también pierde sincronización, por la misma causa, descoordinación en las **puestas macho**.

Hay una mayor presencia de **Cambios de fase sexual de macho a hembra**, de **Machos puros** y de **Hembras puras** en relación al medio natural.

➤ Condiciones favorables (16 horas de luz)

- Clase de edad 0 años

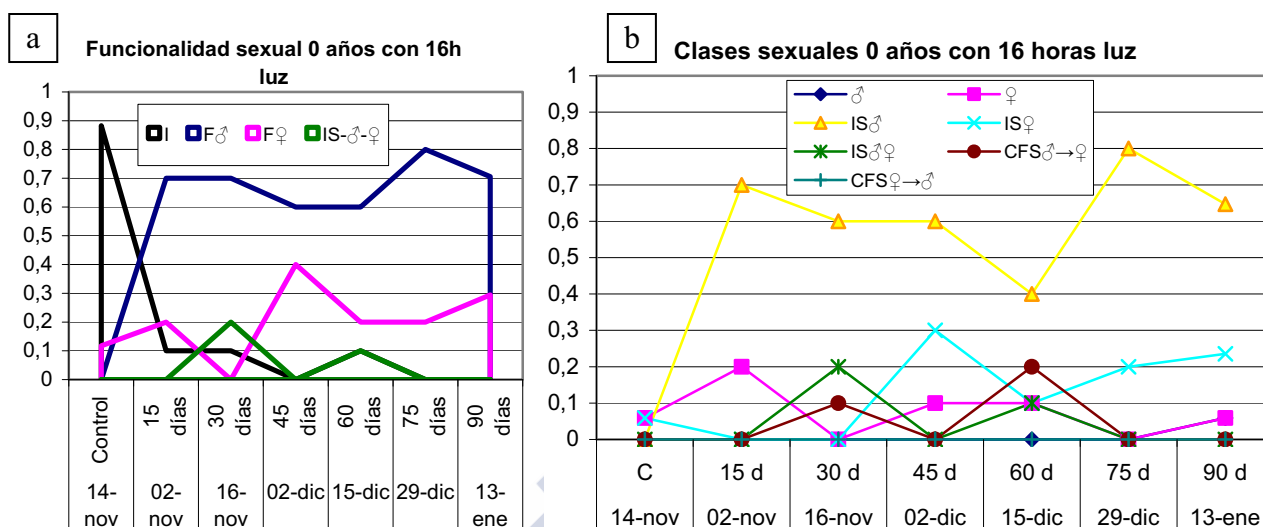


Fig. 9.45. a. Sexo (funcionalidad sexual) de la población 0 años de edad en condiciones de 16 horas de luz. b. Clases sexuales de la población 0 años de edad en condiciones de 16 horas de luz.

El pico de Indeterminados (Fig. 9.45a) se reduce en la mitad de tiempo que en el medio natural (Fig. 9.39a), pero alcanza 0 al mismo tiempo: sin embargo no se vuelven a detectar en todo el acondicionamiento. La funcionalidad macho continúa siendo predominante, pero con una mayor presencia de la funcionalidad hembra que se hace visible con las puestas macho (Fig. 9.34a). El incremento de la funcionalidad hembra está marcado por un pico de Intersexuales macho-hembra (Fig. 9.45a).

Hay mayor predominancia de clases sexuales Intersexuales (macho, hembra y macho-hembra) (Fig. 9.45b) frente al medio natural (Fig. 9.39b).

- Clase de edad 1 año

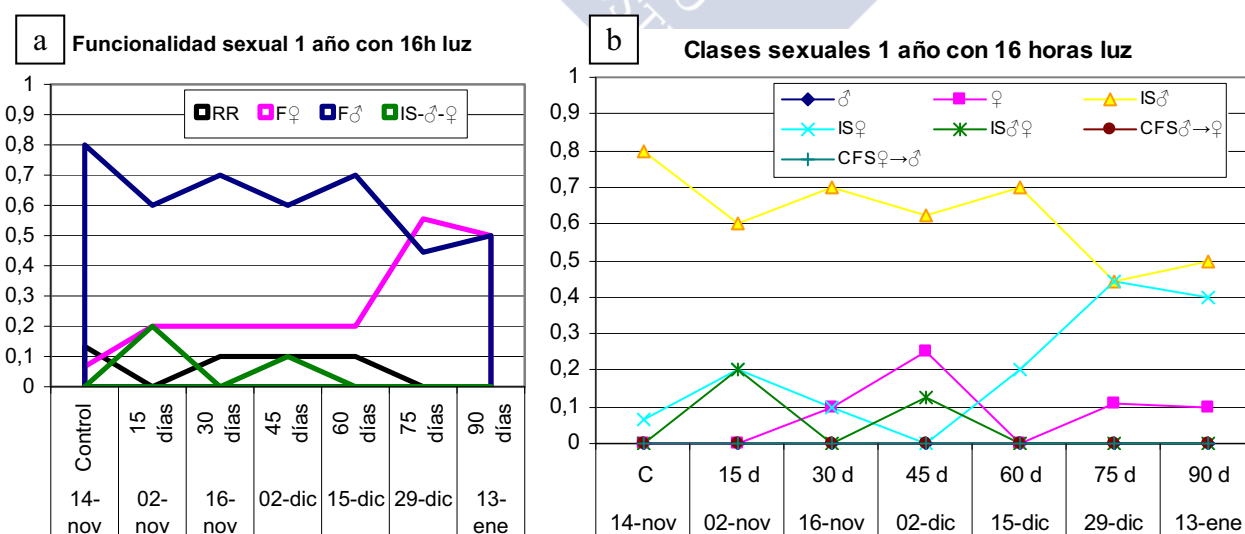


Fig. 9.46. a. Sexo (funcionalidad sexual) de la población 1 año de edad en condiciones de 16 horas de luz. b. Clases sexuales de la población 1 año de edad en condiciones de 16 horas de luz.

El porcentaje de reposo-restauración es mucho menor (Fig. 9.46a) que en el medio natural (Fig. 9.40a). Hay una mayor predominancia de la funcionalidad macho (Fig. 9.46a) debido a que la fase hembra es menos visible por el continuo desarrollo de la fase macho. La funcionalidad hembra se hace predominante al final del acondicionamiento ya que la fase macho madura más lentamente y no sobrepasa a la hembra tan fácilmente (Fig. 9.35a).

Al igual que con 0 años de edad, las clases sexuales Intersexual (macho, hembra y macho-hembra) están más presentes (Fig. 9.46b) que en el medio natural (Fig. 9.40b).

Resumen de los efectos de 16 horas de luz sobre el sexo (funcionalidad sexual) y las clases sexuales

La clase de edad **0 años** desarrolla antes su **primera gónada**.

La clase de edad **1 año** de edad entra en **reposo-restauración** en menor porcentaje.

La funcionalidad hembra es menos predominante porque la funcionalidad macho la enmascara.

Las clases sexuales **Intersexuales** (macho, hembra y macho-hembra) son predominantes.

➤ Condiciones muy favorables (24 horas de luz)

- Clase de edad 0 años

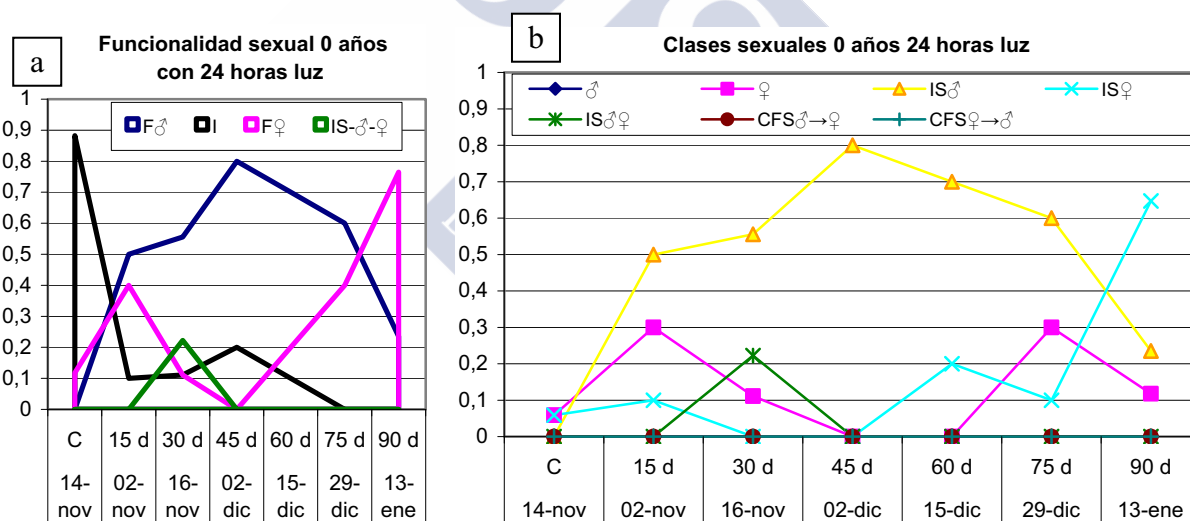


Fig. 9.47. a. Sexo (funcionalidad sexual) de la población 0 años de edad en condiciones de 24 horas de luz. b. Clases sexuales de la población 0 años de edad en condiciones de 24 horas de luz.

Es una reproducción de 16 horas (Fig. 9.45a), pero a más velocidad. El segundo pico de Indeterminados (Fig. 9.47a) se mantiene, pero es anterior debido a que las puestas macho también son anteriores. La Funcionalidad hembra es más visible.

No hay Cambios de fase sexual de macho a hembra, todas las puestas macho son realizadas por Intersexuales macho (Fig. 9.47b). Además la fase sexual macho adelanta continuamente a la hembra, lo que se ve en el alto pico de Intersexuales macho. La hembra no consigue madurar hasta el final del acondicionamiento, momento en que eleva su funcionalidad con un incremento de Intersexuales hembra.

- Clase de edad 1 año

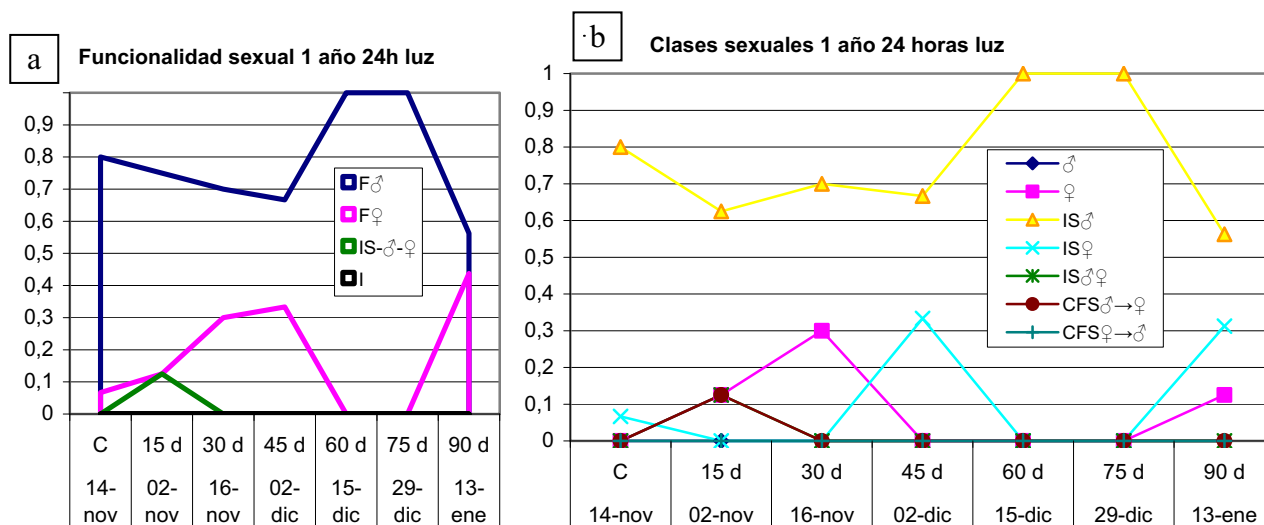


Fig. 9.48. a. Sexo (funcionalidad sexual) de la población 1 año de edad en condiciones de 24 horas de luz. b. Clases sexuales de la población 1 año de edad en condiciones de 24 horas de luz.

Se elimina completamente el Reposo-Restauración (Fig. 9.48a).

La funcionalidad hembra es menos visible que el medio natural (Fig.9.39a).

Al igual que con 0 años de edad (Fig. 9.47b), los Intersexuales macho predominan frente a los Cambios de fase sexual de macho a hembra; lo mismo ocurre con los Intersexuales hembra que predominan sobre la Hembras puras (Fig. 9.48b).

Resumen de los efectos de 24 horas de luz sobre el sexo (funcionalidad sexual) y las clases sexuales

Elimina completamente el reposo-restauración.

La **primera gónada**, con 0 años de edad se desarrolla **antes** con un fotoperiodo de 24 horas de luz.

La presencia de cambios de fase sexual es muy escasa o nula. Los sexos puros son poco frecuentes, sólo aparece Hembra pura. Predominan los **Intersexuales**, macho, hembra y macho-hembra.

9.2.2.1 Resumen de los efectos del acondicionamiento 2 sobre la funcionalidad sexual y las clases sexuales:

- **0 horas luz** produce un **incremento** del porcentaje de la fase de **Reposo-Restauración**, ya que la salida de ella está ralentizada y se van acumulando.
- **8 horas luz** produce una **dispersión** de los **Reposo-Restauración** (RR), ya que el desarrollo de nuevas series gametogénicas no está tan ralentizada; así, los individuos van entrando progresivamente en RR y saliendo de ella menos lentamente que con 0 horas de luz.
- A **16 horas** de luz el desarrollo de nuevas series gametogénicas está favorecido, con lo que los **Indeterminados** y los **RR** se **reducen** en relación al medio natural.
- Mientras que, a **24 horas** no se ven grandes diferencias en los Indeterminados, respecto a las 16 horas de luz, pero se **elimina** completamente el **Reposo-Restauración**.

- El **fotoperiodo** no activa la entrada en **Reposo-Restauración**, ya que a 0 horas no hay más RR, sólo están más concentrados, pero **puede inhibirla**, ya que, con 24 horas de luz y con alimentación ad libitum, no hay RR.
- Al igual que ocurría en el acondicionamiento 1, el sexo o **funcionalidad sexual** de los animales depende de la **edad**, y no se ve directamente afectado por el fotoperiodo; es modificado en la medida en que el fotoperiodo altera la velocidad de desarrollo de las fases sexuales. Lo que se varía es la visibilidad de la fase hembra; cuando la fase macho está desfavorecida (0 ó 8 horas de luz) la funcionalidad hembra es más visible, pero cuando la fase macho está favorecida (16 ó 24 horas de luz) la funcionalidad hembra es menos visible.
- El **fotoperiodo** actúa sobre las **clases sexuales** presentes. Las clases sexuales y su evolución están definidas por el número de fases sexuales presentes y su grado de desarrollo, y esto a su vez depende de la velocidad de desarrollo de nuevas series gametogénicas, punto donde actúa el fotoperiodo.
- La diferencia de acción del fotoperiodo de 0 y 8 horas luz sobre las clases sexuales no es significativa, lo mismo ocurre con 16 y 24 horas de luz.
- El **fotoperiodo corto** (8 o menos horas de luz) favorece una mayor presencia de **Cambios de Fase sexual de macho a hembra**, y de **sexos puros** (Hembra y Macho puro) ya que el desarrollo de nuevas series gametogénicas macho está ralentizado.
- El **fotoperiodo largo** (16 o más horas) produce un incremento de los **Intersexuales** macho, hembra y macho-hembra, por el rápido desarrollo de las nuevas fases sexuales.
- En todas las intensidades de luz surgen los **Intersexuales macho-hembra**, ya que aunque la luminosidad sea favorable, la temperatura limita la maduración de la fase hembra, así que la fase macho alcanza a la hembra.
- Con **16 y 24 horas** de luz hay una predominancia de los **Intersexuales**, pero las Hembras puras nunca desaparecen, como es el caso de los Machos puros, simplemente se reduce su presencia.

	0 horas	8 horas	16 horas	24 horas
Indeterminados	++	+	-	-
Reposo-Restauración	Concentrados	Dispersos	Reducidos	Eliminados
Clases sexuales predominantes	CFS♂→♀ ♀, ♂	CFS♂→♀ ♀, ♂	IS♂ IS♀	IS♂ IS♀

Fig. 9.49. Tabla resumen del efecto del fotoperiodo sobre el estado de Reposo-Restauración y las clases sexuales, independientemente de la edad. ++: Muy favorecidos; +: Favorecidos; -: Desfavorecidos; CFS♂→♀: Cambio de fase sexual de macho a hembra; ♀: Hembra pura; ♂: Macho puro; IS♂: Intersexual macho; IS♀: Intersexual hembra.

9.3. Acondicionamiento 3: Efecto del fotoperiodo sobre la gónada en desarrollo

Se pretendía observar si el fotoperíodo tenía un efecto distinto sobre una gónada predominantemente en desarrollo. Únicamente se compararon 0 y 16 horas ya que a 0 horas se produce el máximo efecto inhibitor, mientras que a 24 horas el incremento del efecto, respecto a las 16 es escaso, con 0 años de edad. A su vez, sólo se usaron individuos de la clase de edad 0, ya que las diferencias entre clases de edad en acondicionamiento 2 no eran muy grandes.

La temperatura se mantuvo más o menos constante utilizando agua de mar a temperatura ambiente, el rango estuvo entre 13 y 15°C (Fig. 3.13).

9.3.1 Efecto del fotoperiodo sobre el desarrollo de las Fases Sexuales

➤ Población acondicionada y su evolución en el medio Natural

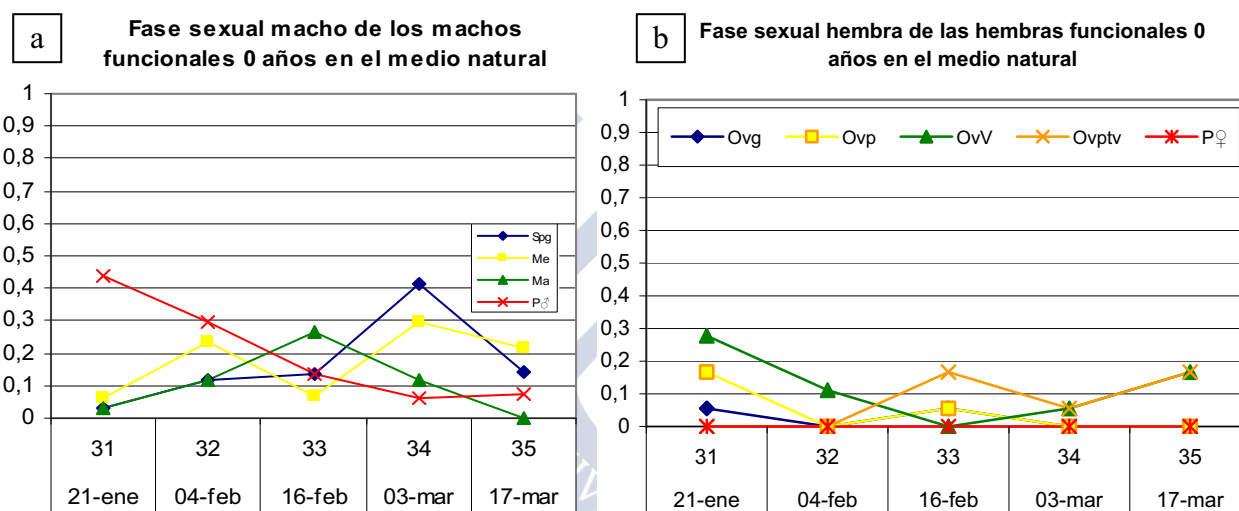


Fig. 9.50. Grado de desarrollo de las fases sexuales macho (a) y hembra (b) de 0 años de edad en el medio natural. Spg: Espermatogonia; Me: meiosis; Ma: maduración; P♂: puesta macho; Ovg: Ovogonia, Ovp: Ovocito previtelogénico; OvV: Ovocito vitelogénico; Ovptv: Ovocito postvitelogénico; P♀: Puesta hembra.

La fase sexual macho está predominantemente en puesta, con una pequeña porción de meiosis (Fig. 9.50a). La meiosis pasa a maduración y esta, muy lentamente a puestas macho. El 3 de marzo surge un importante pico de espermatogonias que se acumulan a lo largo del periodo. Hay puestas durante todo el periodo.

La fase sexual hembra es bastante visible; en un inicio hay ovocitos vitelogénicos, ovocitos previtelogénicos y ovogonias (Fig. 9.50b). Los ovocitos previtelogénicos pasan lentamente a vitelogénicos, desde donde maduran lentamente. Aunque aparecen ovocitos maduros no hay puesta hembra.

➤ **Condiciones muy desfavorables (0 horas de luz)**

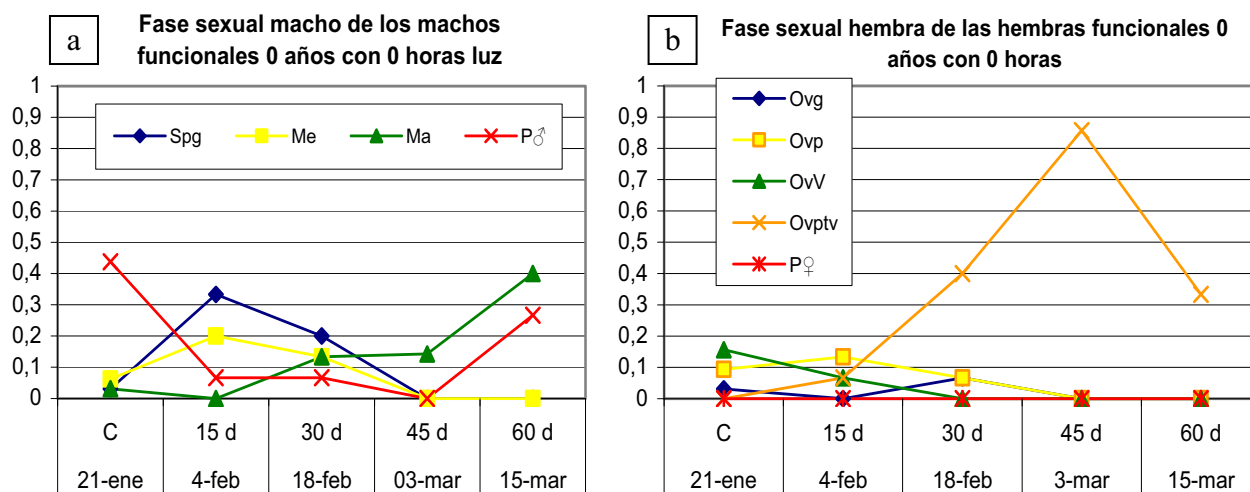


Fig. 9.51. Grado de desarrollo de las fases sexuales macho (a) y hembra (b) de 0 años de edad en condiciones de 0 horas de luz.

Las espermatogonias se acumulan antes (Fig. 9.51a) que en el medio natural (Fig. 9.50a), lo que indica que el desarrollo de las nuevas series gametogénicas macho está ralentizado. Como la primera mitad de desarrollo está más ralentizado, la maduración y las puestas surgen más tarde.

La fase hembra es más visible (Fig. 9.51b) que en el medio natural (Fig. 9.50b) debido a la ralentización de la fase macho. La fase hembra está ralentizada en la meiosis, ya que las ovogonias se mantienen sin pasar a meiosis, y en vitelogénesis, ya que las meiosis tardan en pasar a ovocitos vitelogénicos.

Los Ovptv presentan atresia al final del acondicionamiento.

Resumen de los efectos del acondicionamiento 0 horas sobre el desarrollo de las fases sexuales (FS) a través de sus series gametogénicas (SG)

El desarrollo de nuevas series gametogénicas está **ralentizado**.

La **meiosis**, tanto macho como hembra, está **desacelerada**, al igual que la **vitelogénesis**.

La **Fase sexual hembra** es **más visible** que en el medio natural.

La **maduración** de ambas fases sexuales está **ralentizada**.

➤ **Condiciones favorables (16 horas de luz)**

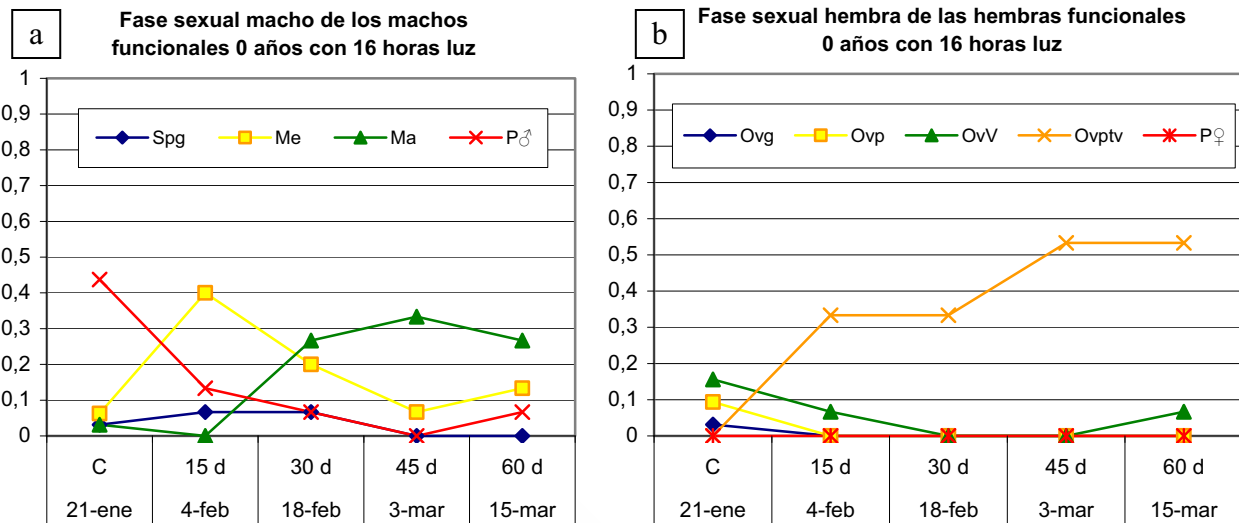


Fig. 9.52. Grado de desarrollo de las fases sexuales macho (a) y hembra (b) de 0 años de edad en condiciones de 16 horas de luz.

Hay un gran pico de meiosis inicial que pasa lentamente a maduración y a puesta. Hay producción de espermatogonias, que pasan rápidamente a meiosis (Fig. 9.52a). Es decir, el desarrollo está acelerado en su inicio, pero ralentizado en la maduración y puesta macho.

La fase sexual hembra (Fig. 9.51b) no presenta diferencias significativas con el medio natural (Fig. 9.50b) ; es más visible y los Ovptv se vuelven atrésicos en los últimos muestreos.

Resumen de los efectos del acondicionamiento 16 horas sobre el desarrollo de las fases sexuales (FS) a través de sus series gametogénicas (SG)

La **meiosis macho** está **estimulada**, sin embargo la **maduración** y **puestas** están **ralentizadas**. Las **puestas hembra** están **inhibidas** y los ovocitos maduros entran en atresia.

La **fase sexual hembra** es **más visible** que en el medio natural.

9.3.1.1 Resumen de los efectos del fotoperiodo sobre el desarrollo las Fases Sexuales:

		0 horas	16 horas
SG ♂	Me ♂	-	+
	Maduración	0	0
	Puestas ♂	0	0
SG ♀	Me ♀	-	0
	Vitelogénesis	-	0
	Maduración	0	0
	Puesta ♀	0	0

Fig. 9.53. Tabla resumen del efecto del acondicionamiento 3 sobre las fases sexuales macho y hembra. SG: Serie gametogénica; ♂: macho; ♀: hembra; Me: meiosis; +: Efecto positivo; -: Efecto negativo; 0: Sin efecto.

El efecto del fotoperiodo es similar en animales con desarrollo que en animales con escaso desarrollo gonadal; la única diferencia es el punto del que parten. En ambos casos, con **16 horas** de luz, la **fase macho** realiza **más ciclos gametogénicos** que en el medio natural, mientras que la hembra llega a maduración desde los puntos de partida, sin haber puesta por las condiciones desfavorables de temperatura (Fig. 3.11 y 3.13), con una pequeña excepción en el segundo acondicionamiento.

9.3.2 Efecto del fotoperiodo sobre el sexo (funcionalidad sexual) y las clases sexuales

➤ Población acondicionada y su evolución en el medio Natural

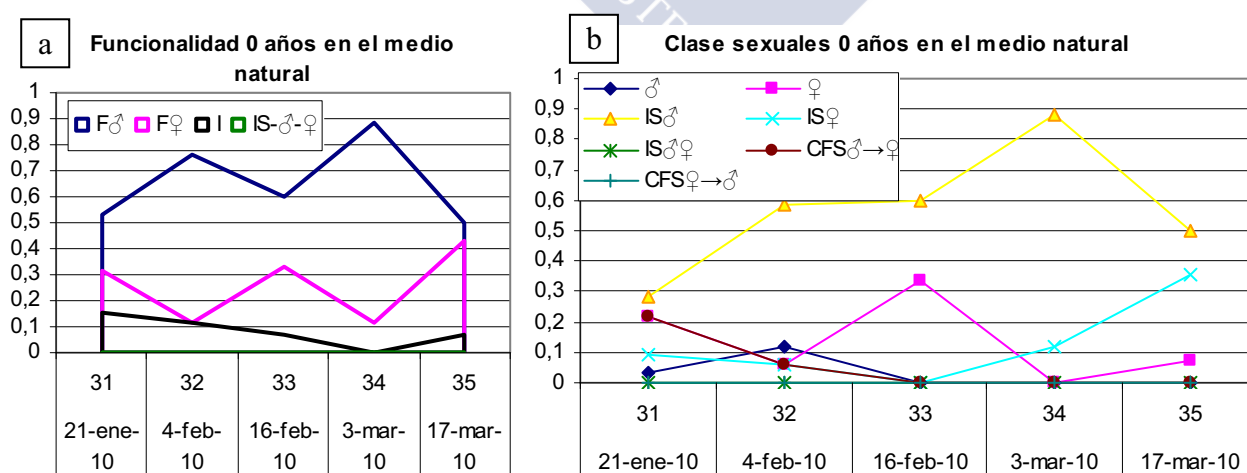


Fig. 9.54. a. Sexo (funcionalidad sexual) de la población 0 años de edad en el medio natural. b. Clases sexuales de la población 0 años de edad en el medio natural. F♂: Funcionalidad sexual macho; F♀: Funcionalidad sexual hembra; I: Indeterminado; ♂: Clase sexual macho puro; ♀: Clase sexual hembra pura; IS♂: Clase sexual Intersexual macho; IS♀: Clase sexual Intersexual hembra; IS♂♀: Clase sexual Intersexual macho hembra; CFS♂→♀: Clase sexual Cambio de fase sexual de macho a hembra; CFS ♀→♂: Clase sexual Cambio de fase sexual de hembra a macho.

Aún hay un porcentaje de Indeterminados que se reduce muy lentamente (Fig. 9.54a). La funcionalidad macho es totalmente predominante, fluctuando la hembra según el desarrollo del macho; es decir, con las puestas macho se incrementa y con el nuevo desarrollo del macho se reduce.

Hay un porcentaje de Machos puros en puesta y Cambios de fase sexual de macho a hembra (Fig. 9.54b); esto indica que el desarrollo de nuevas series gametogénesis macho está ralentizado. Con la puesta de los CFS se incrementan las Hembras puras, pero la nueva fase sexual macho surge, con lo que la mayor parte de las Hembras puras pasan a Intersexuales hembra y en otros casos, incluso las sobrepasa, incrementándose los Intersexuales macho.

➤ Condiciones muy desfavorables (0 horas de luz)

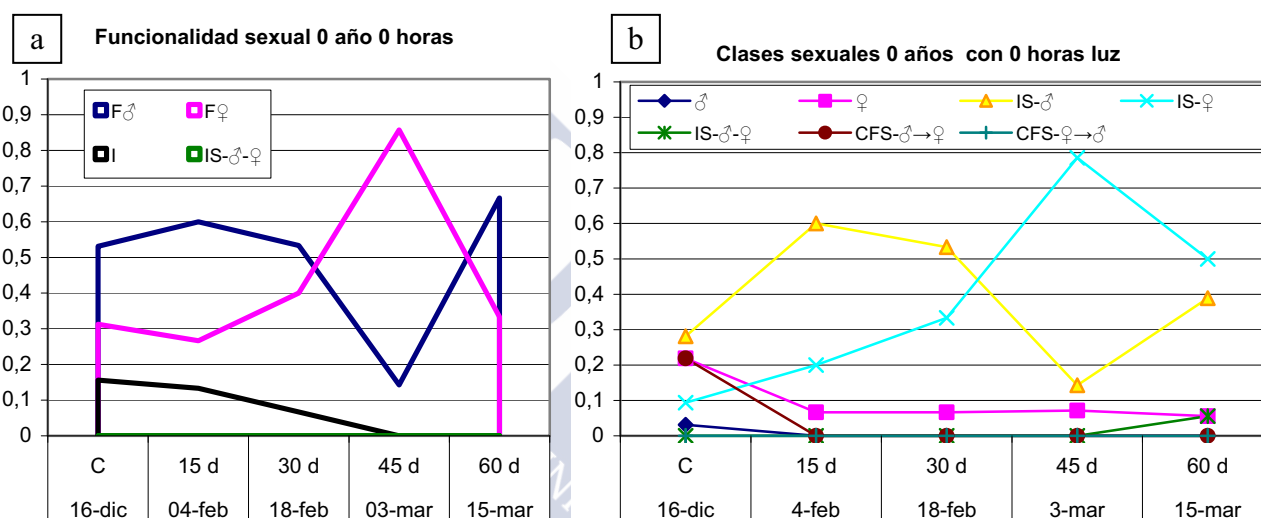


Fig. 9.55. a. Sexo (funcionalidad sexual) de la población 0 años de edad en condiciones de 0 horas de luz. b. Clases sexuales de la población 0 años de edad en condiciones de 0 horas de luz.

La funcionalidad (Fig. 9.55a) es una representación ralentizada del medio natural (Fig. 9.54a), con la diferencia de que la funcionalidad hembra se hace dominante a los 45 días. Esto se debe a que la fase sexual macho está frenada en meiosis y maduración (Fig. 9.51a), con lo que la fase sexual hembra supera en maduración al macho, pasando de Intersexuales macho a Intersexuales hembra (Fig. 9.55b), por sobrepaso de la hembra al macho; sin embargo, a continuación la fase macho empieza a superar a la hembra, ya que la puesta hembra está inhibida.

➤ **Condiciones favorables (16 horas de luz)**

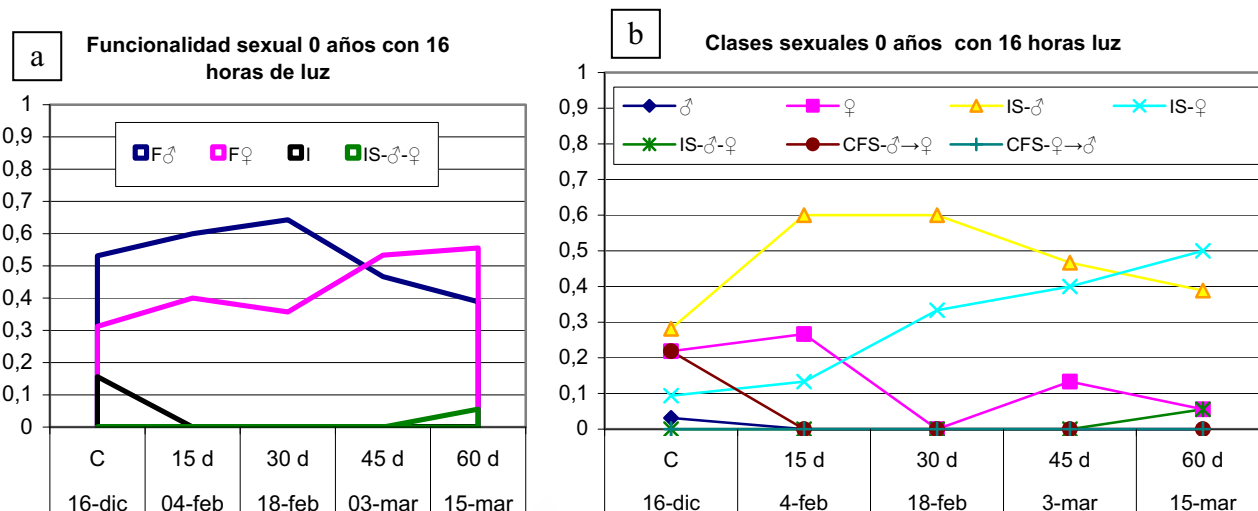


Fig. 9.56. a. Sexo (funcionalidad sexual) de la población 0 años de edad en condiciones de 16 horas de luz. b. Clases sexuales de la población 0 años de edad en condiciones de 16 horas de luz.

Los Indefinidos se reducen rápidamente (Fig. 9.56a), lo que indica que el desarrollo de las nuevas series gametogénicas está favorecido.

La Fase sexual macho se desarrolla hasta maduración, donde se ralentiza, lo que permite que la fase hembra lo alcance y lo supere, ya que la fase macho está retenida en maduración; así, la funcionalidad hembra se hace predominante al final del acondicionamiento (Fig. 9.56a).

Cuando la fase sexual macho se desarrolla rápidamente en su inicio, con lo que las Hembras puras se reducen, se incrementan los Intersexuales macho y los Intersexuales hembra. A continuación la fase hembra supera a la macho que está detenida en maduración y se incrementan los Intersexuales hembra, en detrimento de la fase sexual macho (Fig. 9.56b).

9.3.2.1 Resumen del efecto del fotoperiodo sobre el sexo (funcionalidad sexual) y las clases sexuales:

	0 horas	16 horas
Clases sexuales	IS♂	IS♂ (*)
	IS♀	IS♀(*)

Fig. 9.57. Tabla resumen del efecto del acondicionamiento 3 sobre las clases sexuales. IS♂: Clase sexual Intersexual macho; IS♀: Clase sexual Intersexual hembra. *: El acondicionamiento no dura lo suficiente como para que se visualicen los Cambios de fase sexual de macho a hembra y las Hembra puras que originan.

El efecto más llamativo del fotoperiodo es sobre los **Indeterminados**, a **0 horas** de luz la gónada primaria de 0 años de edad tarda más en desarrollarse que en el medio natural; a **16 horas** de luz la gónada primaria de 0 años de edad tarda menos en desarrollarse que en el medio natural.

La **funcionalidad hembra** se hace dominante, tanto a 0 horas como en 16 horas, pero no pone, sólo se hace **más visible**.

Con **0 horas**, no predominan los Cambios de Fase sexual de macho a hembra, sino que lo hacen los **Intersexuales hembra** y los **Intersexuales macho**; esto se debe a que al inicio del acondicionamiento la fase macho está poco desarrollada, y no le da tiempo de llegar a puesta antes del final del acondicionamiento, lo que es imprescindible para que surjan los Cambios de fase de macho a hembra. Si el acondicionamiento fuera más largo, la fase macho llegaría a puesta en forma de la clase sexual Cambio de fase sexual de macho a hembra, ya que no hay una nueva fase macho en desarrollo dando lugar a Hembras puras.

No surge un pico de Intersexuales macho-hembra a ninguna intensidad de luz. Esto se debe a que la funcionalidad hembra está en vitelogénesis al inicio del acondicionamiento y pasa relativamente rápido a Ovptv. Así que la fase macho no consigue alcanzarla antes del final del acondicionamiento.



9.4 Discusión

9.4.1 Efecto de los acondicionamientos sobre el desarrollo de las fases sexuales

Lo más destacable es que la **disponibilidad de alimento** es el **factor limitante** del **desarrollo gametogénico**, ya que es el que marca el inicio del periodo Reposo-Restauración (RR) en el medio natural (Fig. 8.43); pero, sin embargo, una mayor disponibilidad de alimento no favorece el fin del Reposo-Restauración, ya que en los acondicionamientos 2 y 3 la disponibilidad de alimento era una variable constante, mientras que los picos de RR fluctuaban con las condiciones ambientales.

Por otro lado, en el ciclo natural (capítulo 8) se observó que la **fase sexual hembra** de la clase de edad **0 años** estaba ralentizada, en los puntos de entrada y desarrollo de la vitelogénesis, independientemente de los factores ambientales. Pero al someter a esta clase de edad a acondicionamiento se vio que mayoritariamente la fase hembra alcanza la **madurez**, aunque no la puesta.

La fase hembra alcanza la madurez en un mayor porcentaje, tanto en el acondicionamiento 2 (sin desarrollo gametogénico) como en el 3 (con desarrollo gametogénico) respecto al medio natural. Esto no es debido al fotoperiodo, ya que hay madurez a 0 y a 16 horas de luz; con lo que tiene que deberse a otro factor. Anteriormente se dijo que la fase hembra con 0 años está **ralentizada intrínsecamente** en el punto de **vitelogénesis**, mientras que las fases hembra de 1 año de edad, en el medio natural, están maduras, las de 0 años están inmaduras; sin embargo, cuando se acondicionan, ese frenado interno parece romperse, en mayor o menor medida. Puede deberse a una mayor temperatura en el acondicionamiento que en el medio natural, pero esto es difícil, ya que el medio natural es el Mediterráneo (Gráfico de temperatura), y el agua a temperatura ambiente de los acondicionamientos es de Galicia (Fig. 3.11 y 3.13). Si nos vamos al acondicionamiento 1, donde si variamos la temperatura respecto al fotoperiodo, vemos que partimos de animales que están iniciando su desarrollo y que la fase hembra llega a madurez incluso a temperatura baja. Esto deshecha a la temperatura como factor que permite la maduración de la fase hembra en el acondicionamiento.

Otro factor que se varía en el acondicionamiento, respecto al medio natural, es la alimentación ad libitum, es más, el momento de los acondicionamientos coincide en el medio natural con el momento en que los animales de 1 año de edad entran en el segundo periodo de reposo; este se considera que es a causa de la baja temperatura, por un lado, y una menor disposición del alimento por otra. Ya se vio que la baja temperatura inhibe las puestas hembra y ralentiza la maduración, pero no la impide; así que es probable que la **disponibilidad de alimento** es un importante **limitante de la maduración** de la **fase sexual hembra** en la clase de edad **0 años**. Habría que hacer experimentos específicos en condiciones ambientales estables y con distinta disponibilidad de alimento para individuos de 0 años de edad.

Si agrupamos los resultados de los tres acondicionamientos vemos que, independientemente de la edad y del grado de desarrollo inicial de los individuos, el fotoperiodo y la temperatura tienen un efecto directo e independiente sobre el desarrollo de ambas series gametogénicas en unos puntos concretos y de manera característica (Fig. 9.58):

			0 horas	8 horas	16 horas	24 horas
Baja temperatura	SG ♂	Me ♂	-	-	+	+
		Maduración	-	-	-	-
		Puestas ♂	-	-	-	-
	SG ♀	Me ♀	-	-	+	+
		Vitelogénesis	-	-	+	+
		Maduración	-	-	-	-
		Puesta ♀	-	-	-	-
Alta temperatura	SG ♂	Me ♂	-	-	+	+
		Maduración	+	+	+	+
		Puestas ♂	+	+	+	+
	SG ♀	Me ♀	-	-	+	+
		Vitelogénesis	-	-	+	+
		Maduración	+	+	+	+
		Puesta ♀	+	+	+	+

Fig. 9.58. Tabla resumen de los efectos de la temperatura y el fotoperiodo en el desarrollo de las fases sexuales. SG: Serie gametogénica; ♂: macho; ♀: hembra; Me: meiosis; +: Efecto positivo; -: Efecto negativo; 0: Sin efecto.

- El **fotoperiodo corto** (8 horas o menos) tiene un efecto directo sobre la **primera mitad de desarrollo** de ambas fases sexuales, **ralentizando** el desarrollo de nuevas series gametogénica (macho y hembra), la meiosis, macho y hembra, y la vitelogénesis en hembra. El efecto negativo del fotoperiodo es **inversamente proporcional a las horas de luz**, es decir, a menos horas de luz mayor efecto inhibitor, pero no es exponencial, ya que a cero horas no se detiene el desarrollo.
- El **fotoperiodo largo** (16 horas o más) actúa directamente sobre la **primera fase de desarrollo** de ambas fases sexuales, con un efecto mitótico, meiótico y vitelogénico. El efecto **acelerador** del fotoperiodo largo es **directamente proporcional a las horas de luz**, es decir, a más horas de luz mayor desarrollo de la primera mitad de las fases sexuales, sin embargo, la limitación de este efecto positivo viene dado por la edad; a 0 años, cuando otro factor es desfavorable, el efecto po-

sitivo del fotoperiodo largo se reduce. El efecto mitótico favorece el desarrollo de nuevas series gametogénicas.

- La **baja temperatura** tiene un efecto directo y **ralentizador** de la **segunda mitad del desarrollo** (maduración y puestas) de ambas fases sexuales. En el caso de las **puestas hembra** actúa como **factor limitante**, inhibiendo la puesta. También se presenta como un **posible factor activador de la atresia** cuando los ovocitos postvitelogénicos están mucho tiempo maduros en la gónada. En el ciclo natural se entrevió que una temperatura inferior a 16° C (Orton, 1933) inhibía la puesta hembra, independientemente del estado de madurez de la fase. En los acondicionamientos se confirma esta teoría, aunque habría que llevar a cabo experimentos a 15° C para determinar con mayor certeza que el límite inferior de inhibición de puestas hembra está en 16° C.
- La **alta temperatura** tiene un efecto directo y **acelerante** de la **segunda mitad del desarrollo de ambas fases sexuales** (maduración y puestas). El límite superior para el posible efecto inhibidor del desarrollo de las fases sexuales no está claro, y parece estar más relacionado con la escasez de alimento disponible que con una elevada temperatura.
- Respecto a la edad del animal:

La **edad** del animal **varía la intensidad** de actuación de cada **parámetro**, ya sea acentuando el efecto o atenuándolo:

- Con **0 años** de edad la **fase sexual hembra** está ralentizada intrínsecamente en la meiosis y vitelogénesis, y los efectos negativos del **fotoperiodo corto** (8 horas o menos) serán **más intensos** en esta edad. Asimismo, los efectos positivos del **fotoperiodo largo** (16 horas o más) tendrán un **efecto limitado** en esta clase de edad.
- La **fase sexual macho**, con **0 años** de edad tiene una **limitación** en el **efecto positivo** de **24 horas** de luz, que la clase 1 año de edad no presenta.
- El **efecto estimulante** de la maduración y puesta de la **alta temperatura**, está **limitada** en la clase de **0 años** de edad, ya que están frenados intrínsecamente en la meiosis y vitelogénesis.

9.4.2. Efecto de los acondicionamientos sobre el sexo y las clases sexuales:

Independientemente de la edad, y con alimentación ad libitum, los factores ambientales de **temperatura** y **fotoperiodo**, **no tienen un efecto directo** sobre la **funcionalidad sexual** o sexo de los animales, ya que, en los acondicionamientos, no se vio una desviación significativa hacia uno de los sexos, sólo mayor o menor visibilidad de las fases sexuales.

Por ejemplo, si las condiciones ambientales no favorecen el desarrollo de nuevas series gametogénicas (fotoperiodo de 8 o menos horas de luz), la fase sexual macho llega igual a puesta, aunque más lentamente, con lo que, con la puesta macho, la fase hembra se hace visible, y puede ser más o menos duradera según lo que tarde en surgir la nueva fase macho (a más horas de luz menos tardan en desarrollarse nuevas series gametogénicas macho). Esto no quiere decir que la población haya desviado su funcionalidad a hembra, sólo que esta fase sexual se ha hecho más visible.

Lo que realmente **determina** si esta **fase hembra funcional** madura y llega a puesta es la **edad**, 0 años está ralentizado intrínsecamente, y generalmente no lo hace, 1 año llega a puesta si la temperatura lo permite. Aunque, por lo que se observó, si acondicionamos animales de 0 años con alimentación ad libitum y temperatura favorable podrían llegar a puesta, aunque la calidad de los ovocitos postvitelogénicos podría no ser la adecuada, ya que estos son más pequeños en animales de 0 años. Habría que hacer un experimento específico.

Asímismo, los factores de **temperatura** y **fotoperiodo** tienen un **efecto indirecto** sobre las **clases sexuales** al modificar la velocidad de desarrollo de las fases sexuales y favorecer o retardar la aparición de nuevas fases:

Independientemente de la temperatura, y con alimentación ad libitum:

- El fotoperiodo de **0 horas** de luz **incrementa** el tiempo en que los **Indeterminados**, de 0 años de edad, tardan en desarrollarse, ya que no favorecen la aparición de nuevas series gametogénicas. Por esta misma razón, en la clase 1 año de edad, 0 horas de luz, **sincroniza** el **Reposo- Restauración**, ya que aumenta el tiempo en que los animales tardan en salir del reposo.
- El fotoperiodo de **8 horas** de luz ralentiza el desarrollo de la primera gónada en los **Indeterminados** de 0 años de edad, pero lo hace en menor medida que con 0 horas de luz. En la clase de edad 1 año **dispersa** los **Reposo- Restauración**, ya que la salida de los animales del reposo es lenta y progresiva.
- El fotoperiodo de **16 horas** de luz acelera el desarrollo de la primera gónada en los **Indeterminados** de 0 años de edad y, en 1 año de edad, **reduce** la entrada y tiempo de duración del **Reposo- Restauración**, ya que en ambas clases de edad favorece el desarrollo de nuevas series gametogénicas
- El fotoperiodo de **24 horas** de luz acelera el desarrollo de la primera gónada en los **Indeterminados** de 0 años de edad. Tiene, aproximadamente, el mismo efecto que 16 horas, con lo que la capacidad del fotoperiodo de 24 horas para acelerar el desarrollo de la gónada primaria es limitado. En 1 año de edad **evita** que los animales entren en **Reposo- restauración**, es decir, aumenta la duración del ciclo reproductor, se desconoce durante cuanto tiempo; habría que hacer un experimento específico más largo.

Respecto a las clases sexuales:

Horas de luz	0 horas	8 horas	16 horas	24 horas
Clases predominantes	CFS♂→♀ Sexos puros	CFS♂→♀ Sexos puros	Intersexuales	Intersexuales

Fig. 9.59. Tabla resumen del efecto del fotoperiodo sobre las clases sexuales. CFS♂→♀: Cambio de fase sexual de macho a hembra

En primer lugar, no se ven diferencias significativas entre los dos fotoperiodos cortos (0 y 8 horas) y entre los dos fotoperiodos largos (16 y 24 horas); es decir, el efecto del **fotoperiodo corto** y **largo** tiene un **efecto meseta** en 8 y 16 horas, a partir de las cuales, la disminución (en caso de 8 horas) o el incremento (en el caso 16 horas) del fotoperiodo no incrementa el efecto sobre las clases sexuales (Fig. 9.59). Por lo que se tratarán las 0 y 8 horas en conjunto, y las 16 y 24 horas en conjunto.

Fotoperio- do	Clase sexual pre- dominante que hace la puesta ma- cho	14° C		18° C	
		0 años	1 año	0 años	1 año
8 horas o menos	CFS♂→♀	♀→IS♂	♀→IS♀	♀→IS♂	♀
		P♀ Inhibida por T ^a	P♀ Inhibida por T ^a	P♀ Inhibida por edad	P♀
16 horas o más	Intersexual macho	IS♂	IS♂ y IS♀	IS♂	IS ♀
		P♀ Inhibida por T ^a	P♀ Inhibida por T ^a	P♀ Inhibida por edad	P♀

Fig. 9.60. Tabla resumen de los efectos de la temperatura y el fotoperiodo en la evolución de las clases sexuales. ♀: Clase sexual hembra pura; IS♂: Clase sexual Intersexual macho; IS♀: Clase sexual Intersexual hembra; IS♂♀: Clase sexual Intersexual macho hembra; CFS♂→♀: Clase sexual Cambio de fase sexual de macho a hembra; P♀: Puesta hembra

El **fotoperiodo** determina la **clase sexual** que predomina inicialmente, al determinar el tiempo que tardan en surgir las nuevas series gametogénicas, y la **temperatura** y la **edad** determinan su **evolución**. Es decir:

- El **fotoperiodo corto** (8 horas o menos) retarda la aparición y desarrollo de las nuevas series gametogénicas, con lo que con las puestas macho surgen los **Cambios de Fase sexual de macho a hembra**. De esto cambios de fase surgen **Hembras puras**:
 - En **0 años** de edad, la fase hembra de las Hembras puras está inmadura, con lo que aunque la nueva fase macho surge lentamente, adelanta a la hembra relativamente rápido, con lo que las Hembras puras se convierten en **Intersexuales macho**.
 - En **1 año** de edad, lo que ocurre depende de la temperatura. La **Hembra pura** que surge está madura, con lo si la temperatura es adecuada (**18° C**) pone, pero si la temperatura no es adecuada (**14° C**) la Hembra pura no pone como hembra, surge la fase macho lentamente, lo que produce un incremento de **Intersexuales Hembra**.
- El **fotoperiodo largo** (16 horas o más) favorece la aparición de nuevas series gametogénicas, con lo que tras las puestas surge rápidamente la otra fase, predominando los **Intersexuales macho**; la siguiente puesta depende de la edad:
 - En **0 años** de edad, la fase hembra que surge con las puestas macho es inmadura, con lo que la fase macho que surge la supera rápidamente, con lo que predominan los **Intersexuales macho**.

- En **1 año** de edad, la fase hembra está madura, con lo que, la fase macho que surge tarda más en superarla, con lo que los **Intersexuales hembra** se incrementan. Lo que suceda a continuación está determinado por la temperatura: si esta es desfavorable (**14° C**), la puesta hembra está inhibida, y a continuación del pico de Intersexuales hembra, surge un pico de **Intersexuales Macho**; si la temperatura es favorable (**16° C**), las **Intersexuales Hembra** ponen como hembras, y a continuación surgen los **Intersexuales macho**.

Estos resultados también se observaron en otras especies como en la vieira de bahía (*Argopecten irradians irradians*), en la cual, los fotoperiodos de 16 horas y 24 horas producen un mayor índice de desarrollo gonadal que 0 y 8 horas de luz (Mallet and Carver, 2009).

Este esquema de clases sexuales predominantes y su evolución puede sufrir variaciones en condiciones ambientales similares según el **nivel de desarrollo** de los animales.

Por ejemplo, en el acondicionamiento 3, en la clase de 0 años de edad, acondicionados a 0 horas y temperatura baja, en teoría, deberían predominar los Cambios de Fase sexual, pero en la práctica predominan los Intersexuales Macho y Hembra; esto es debido a que, las ostras a acondicionar ya estaban en forma de Cambios de fase sexual de macho a hembra (puesta macho) y de Hembras puras; así que lo que observamos es la evolución a partir de las Hembras puras. Es decir, la fase macho surge lentamente y da Intersexuales hembra, y a continuación la fase macho sobrepasa a la hembra, dando origen a Intersexuales macho; pero, cuando estos Intersexuales macho lleguen a puesta macho la harán como Cambio de fase sexual de macho a hembra, ya que el desarrollo de la nueva fase macho está ralentizada, originando Hembras puras. Es el mismo proceso, pero iniciado en distintos puntos.

En resumen, los factores ambientales influyen en las clases sexuales (Fig. 9.61). El fotoperiodo determinaría las clases predominantes a través de su efecto sobre la velocidad de aparición de nuevas series gametogénicas; y la temperatura y la edad actuaría sobre la evolución de estas clases sexuales predominantes, al favorecer, retardar o impedir las puestas (Fig. 9.62).

Factores		
Fotoperiodo	Clases sexuales predominantes	
Temperatura y edad		Evolución de clases sexuales

Fig. 9.61. Tabla resumen del modo de influencia del fotoperiodo, temperatura y edad sobre las clases sexuales.

	Clases sexuales predominantes en el inicio	0 años	1 año	
		Alta o baja Temperatura	Baja temperatura	Alta temperatura
Fotoperiodo corto	CFS♂→♀ ♀, ♂	IS♂	IS ♀	P♀
Fotoperiodo largo	IS	IS♂	IS ♀ y IS♂	IS ♀ que pone como hembra

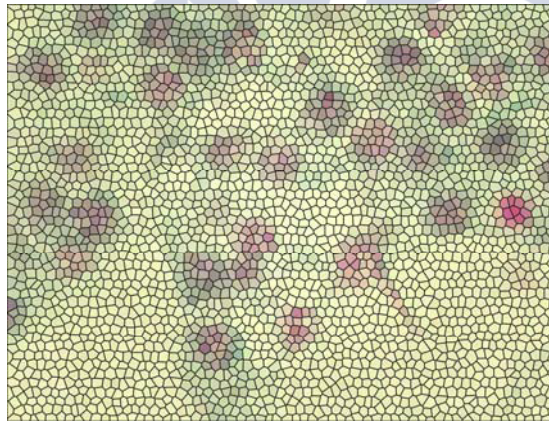
Fig. 9.62. Tabla resumen del efecto del fotoperiodo sobre la evolución de las clases sexuales a dos temperaturas y dos edades. CFS♂→♀: Cambio de fase sexual de macho a hembra; ♀: Hembra pura; ♂: Macho puro; IS: Intersexual; IS♂: Intersexual macho; IS♀: Intersexual hembra; P♀: Puesta hembra

Por último, cuando **uno** de los **factores ambientales** (temperatura o luz) está **desfavorecido** surge un pico de **Intersexuales macho-hembra**, ya que ambas fases sexuales están ralentizadas en el mismo punto. Generalmente, si el factor desfavorecido es la luz, los IS♂♀ serán inmaduros (Spg-Spc1 y Ovg-Ovp) y si es la temperatura, los IS♂♀ estarán en maduración (Ma y OvV); al igual que explicamos para el esquema general de la predominancia y evolución de las clases sexuales, esta regla puede variar en función del grado de desarrollo que presenten los individuos en el momento del acondicionamiento; por ejemplo, si la fase sexual hembra está madura y se someten a fotoperiodo corto, el pico de Intersexuales macho-hembra surgirá cuando la fase hembra ponga.

Si los **dos factores ambientales** están **desfavorecidos** (fotoperiodo corto y baja temperatura) el momento en que aparece el pico de Intersexuales macho-hembra dependerá totalmente del grado de desarrollo de las fases sexuales; si están maduras al inicio del acondicionamiento los Intersexuales macho-hembras estarán maduros; si las fases están inmaduras los Intersexuales macho-hembra estarán inmaduros, y si una fase sexual está inmadura y otra madura, los Intersexuales macho-hembra tendrán el grado de desarrollo de la fase hembra, ya que es la que se desarrolla más lentamente, independientemente de los factores ambientales, y además tiene la puesta inhibida por la temperatura, con lo que la macho siempre la alcanzará.

CAPÍTULO 10:

*USO Y DISTRIBUCIÓN
DE LOS RECURSOS EN EL
MEDIO NATURAL*





10.1 Vías de distribución de la energía obtenida a través del alimento

Como ya se vio en capítulos anteriores, capítulo 8 y capítulo 9, la disponibilidad de alimento es un factor clave para el desarrollo del ciclo reproductor.

El molusco transforma el alimento en energía, y esta energía se utiliza para distintas funciones vitales; a esto es a lo que denominamos uso y distribución de los recursos.

Las vías de uso de los recursos son las siguientes:

10.1.1 Reservas

Los recursos se pueden almacenar en forma de reservas energéticas para ser utilizadas posteriormente. Estas reservas energéticas, en *Ostrea edulis* son en forma de glucógeno, y las **células vesiculares** son las encargadas de contenerlo en su interior.

El estado de reservas de un animal se puede determinar a través de dos factores:

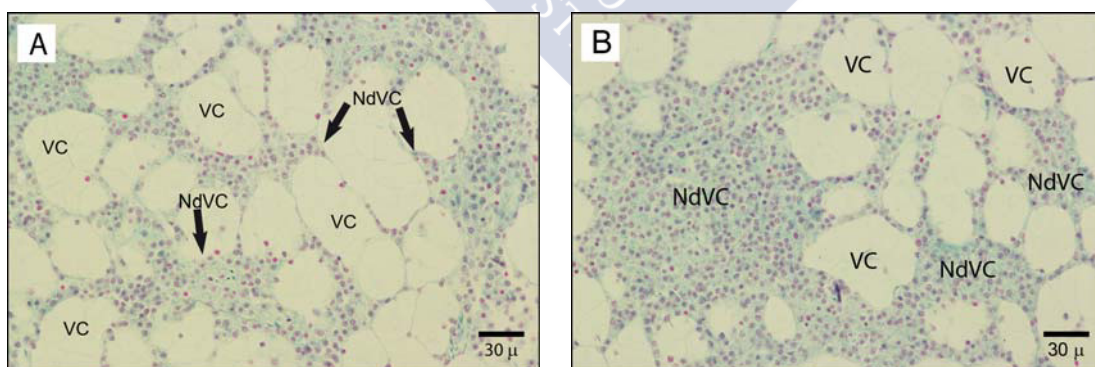
- Células Vesiculares (VC)
- Nódulos de Células Vesiculares (NdVC)

Las células vesiculares no son más que **depósitos de glucógeno**, cuanto mayor sea el número de vesiculares mayor será la reserva energética del animal.

Los **nódulos de Células Vesiculares** son **células vesiculares jóvenes** que se están multiplicando (Fig. 10.1. A y B). El incremento de estos nódulos nos indica que la cantidad de recursos destinados a reserva son altos, y son necesarias nuevas células vesiculares para almacenarlos.

Las células Vesiculares jóvenes son redondeadas y pequeñas (Fig. 10.1.C). A medida que incluyen glucógeno en su interior van incrementando su volumen (Fig. 10.1.D).

En las preparaciones histológicas para microscopía parece que las células vesiculares están vacías, salvo restos, porque el glucógeno no se conserva con las técnicas aplicadas.



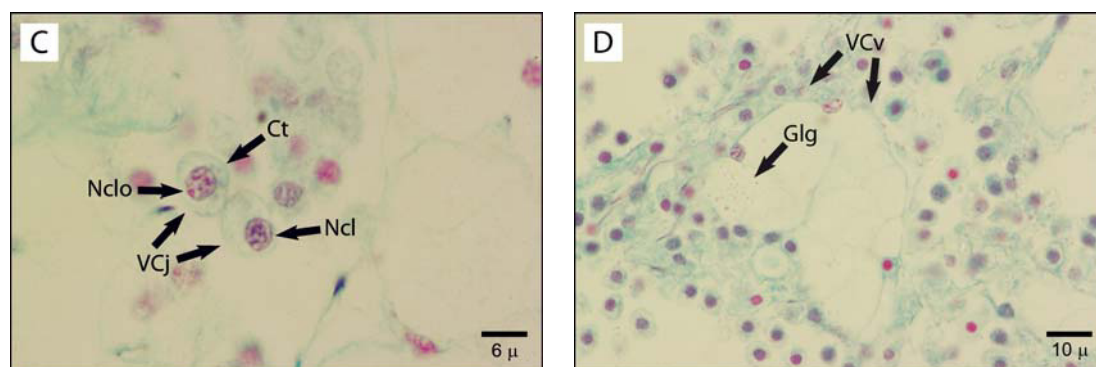


Fig. 10.1. A y B. Nódulos de Células Vesiculares en *Ostrea edulis*. C. Detalle de Células Vesiculares jóvenes en *O. edulis*. D. Detalle de Células Vesiculares viejas, con restos de glucógeno *O. edulis*. VC: Células vesiculares; NdVC: Nódulos de células vesiculares; Ct: Citoplasma; Nclo: Nucleolo; VCj: Célula vesicular joven; Glg: Glucógeno.

Las reservas se localizan en tres zonas anatómicas, el manto, la gónada y el hepatopáncreas (Fig. 10.2).

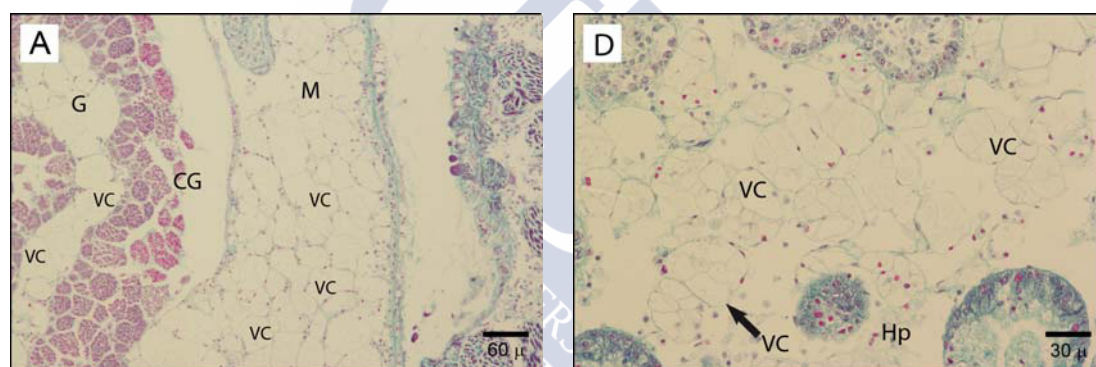


Fig. 10.2: A. Células vesiculares en el manto y gónada de *Ostrea edulis*. B. Células vesiculares en el hepatopáncreas de *Ostrea edulis*. VC: Células vesiculares; NdVC: Nódulos de células vesiculares; G: Gónada; CG: Canal gonadal; M: Manto; Hp: Hepatopáncreas.

10.1.2 Gasto reproductor

La reproducción es una función vital que consume una gran cantidad de energía; además, esta energía varía según los gametos a desarrollar: los gametos masculinos precisan de menos recursos para madurar que los gametos femeninos, que han de producir el vitelo.

Como indicador del gasto reproductor se utilizarán, por un lado el porcentaje de **Indeterminados** y **Reposo-Restauración**, como nivel mínimo de gasto, y por otro, las **puestas**, tanto macho como hembra, como nivel máximo de gasto.

10.1.3 Crecimiento somático (Macroscópico)

Todo ser vivo precisa de energía para incrementar su tamaño corporal.

Como indicadores del crecimiento se utilizará la **longitud** y el **peso fresco** de la **concha** y de la **vianda**. Hay que tener en cuenta que el peso de la vianda varía según el ciclo reproductor, ya que en época de génesis de gónada, el peso vianda se incrementa, y cuando pone, el peso desciende.

Hay que recordar que *O. edulis* usa los recursos disponibles directamente para la reproducción, sin tener que transformarlo antes en reservas; esto evita la dependencia de la vía de reproducción respecto a la vía de reservas.

La **distribución de los recursos** es **estacional**, lo que quiere decir que los factores ambientales afectan a la distribución de los recursos. La distribución de la energía entre el crecimiento y la reproducción en *C. gigas* está relacionada con las condiciones ambientales (Pouvreau et al, 2006). *O. edulis*, en Maine, acumula glucógeno (reservas) en septiembre, e incrementa su tejido conjuntivo en invierno, mientras que en primavera- verano predomina la gametogénesis (Loosanoff, 1962). *O. chilensis*, en primavera- verano destina la energía, principalmente, a la reproducción, mientras que en invierno la usa para mantener la gónada y crecer (Saavedra, 2002).

Por otro lado, parece que la **edad** también afecta a la distribución de los recursos. En los organismos jóvenes el crecimiento es rápido, y los costes de crecimiento y desarrollo son altos; con el tiempo este coste se reduce (Honkoop, 2003). *O. chilensis*, en el primer año de vida, usa la energía disponible, principalmente, para el crecimiento, mientras el segundo año la emplea, mayoritariamente, en la reproducción (Gleisner, 1981).

Por último, el desarrollo como **macho** o como **hembra** también parece tener una influencia en el gasto reproductor, aunque no está claro. Honkoop, (2003), afirma que para *Saccostrea glomerata*, el coste reproductor es igual para machos que para hembras. Sin embargo, Saavedra, (2002), afirma que la maduración hembra, en *O. chilensis*, es más larga y requiere más energía. Para apoyar esto, en *Pinctada fucata fucata* (ostra perlífera de Japón), después del mayor pico de puesta (en invierno), sólo las hembras entran en reposo (Wada et al, 1995).

El caso de *O. edulis* es especial, ya que, en el primer año, según los estudios mencionados, destinaría la mayor parte de la energía al crecimiento. Y en el segundo, un mismo individuo pone como macho y como hembra, con lo que es difícil establecer la diferencia de coste reproductor de ambas fases.

Para detectar la diferencia de distribución de los recursos en las distintas clases de edad se estudiaron 3 grupos poblacionales, como en los anteriores capítulos.

Primero se expondrán las gráficas de todo el periodo de estudio de cada área somática. A continuación se expondrán las medias de cada zona estación por estación, empezando de menor a mayor edad.

10.2 Estacionalidad del uso de los recursos en los distintos grupos poblacionales

10.2.1. Población 09

10.2.1.1 Tejido de Reserva

Las ostras de esta población tienen 0 años y están iniciando su desarrollo gonadal. Se puede ver que las tres regiones estudiadas sufren una evolución similar (Fig. 10.3 y 10.4).

En el eje de ordenadas se representará la proporción en tanto por uno de los individuos estudiados.

a. Células vesiculares

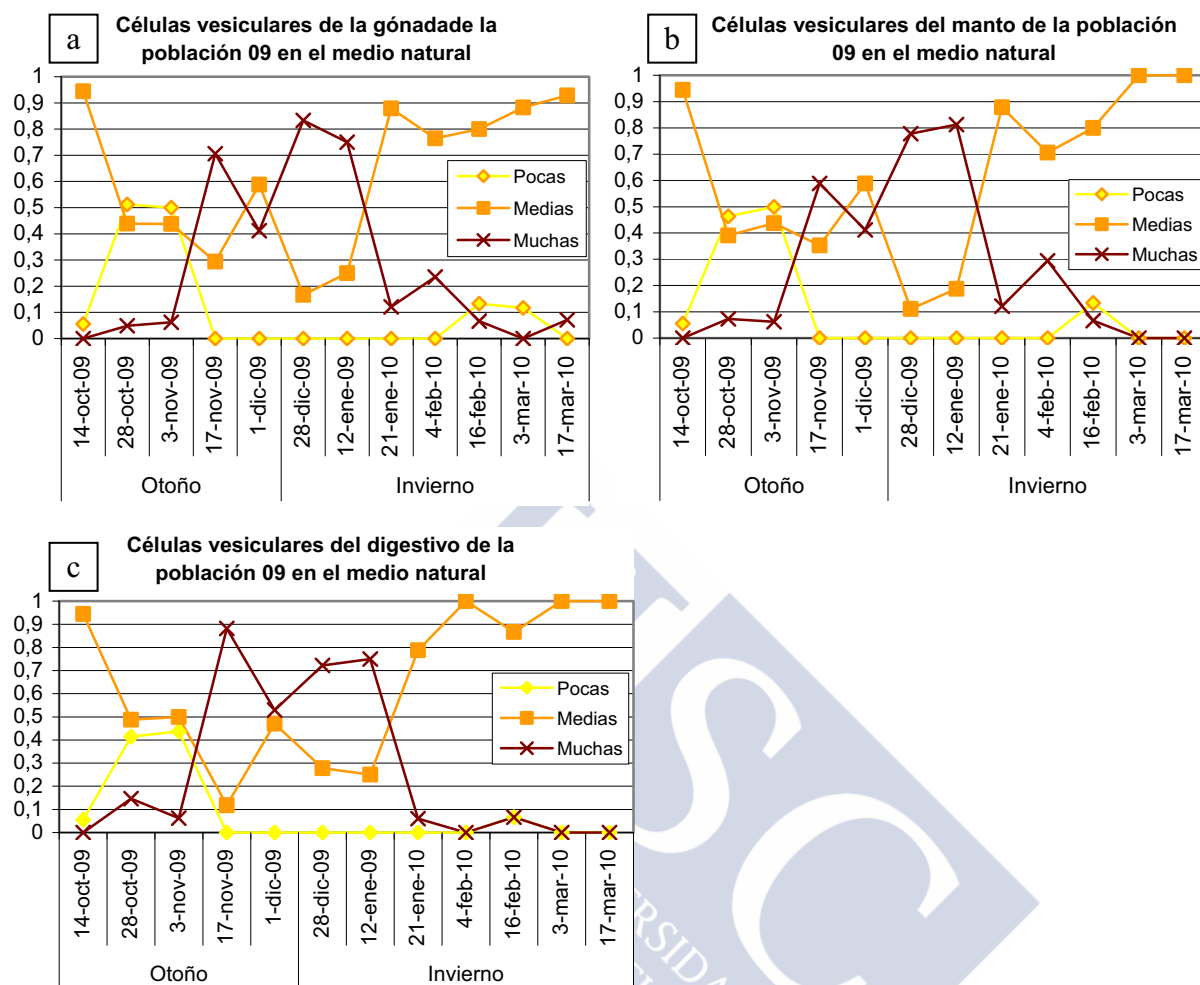


Fig. 10.3. Evolución de la cantidad de células vesiculares en las tres regiones anatómicas (gónada (a), manto (b) y digestivo (C)) de la población 09.

A principios de otoño la cantidad de células vesiculares se reduce ligeramente, la mitad de la población tiene una cantidad media de células vesiculares y la otra mitad una cantidad baja (Fig. 10.3). A continuación el porcentaje de animales con una cantidad alta de células vesiculares aumenta, para reducirse, ligeramente, a finales de otoño.

En invierno hay un incremento de reservas, de tal modo que más del 80% de la población tiene una alta cantidad de células vesiculares. A continuación se produce una reducción brusca de la cantidad de células, y casi el 100% de la población tiene una cantidad media de vesiculares (Fig. 10.3).

Esto ocurre, sin diferencias significativas en las tres áreas somáticas (Fig. 10.4).

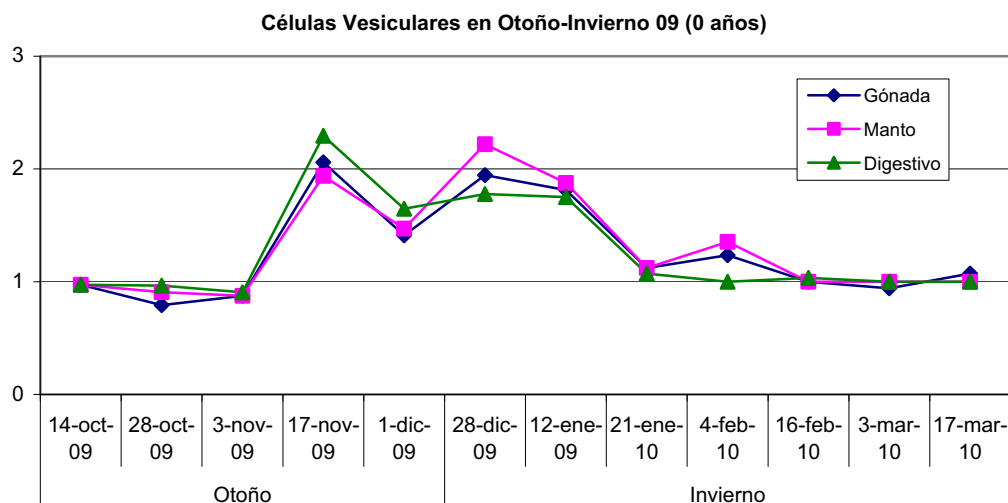


Fig. 10.4. Cantidad de células vesiculares en la gónada, manto y digestivo durante el otoño e invierno en la población 09.

b. Nódulos de Células vesiculares

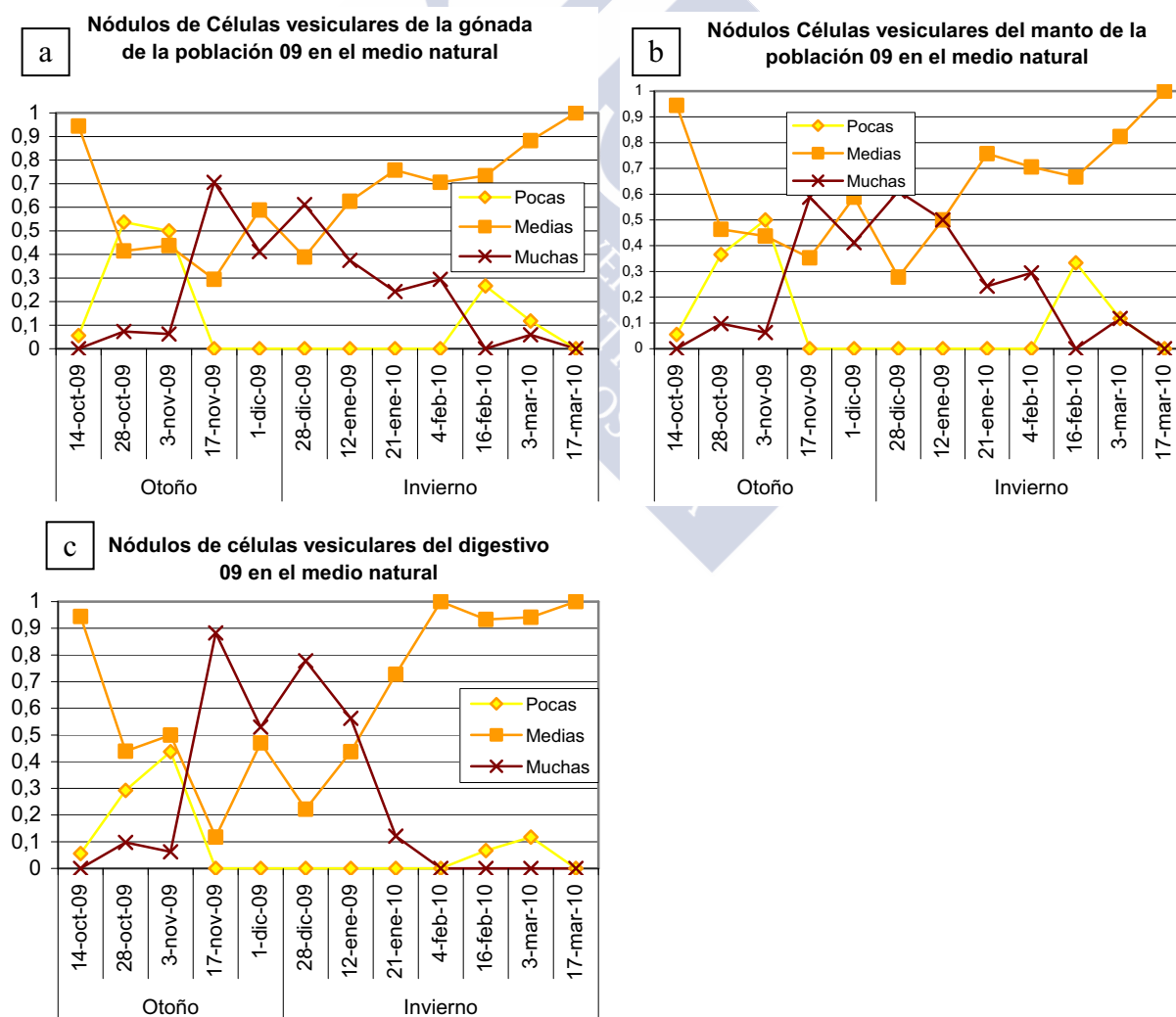


Fig. 10.5 b. Evolución de la cantidad de nódulos de células vesiculares en las tres regiones anatómicas (gónada (a), manto (b) y digestivo (C)) de la población 09.

Siguen el mismo patrón que las células vesiculares (Fig. 10.3 y 10.4). En otoño, inicialmente se reducen, pasando de una predominancia, de casi el 100% de la población, de una cantidad media de nódulos de vesiculares a la mitad de la población con una cantidad media y la otra mitad con una cantidad baja (Fig. 10.5).

A continuación el porcentaje de individuos con una baja cantidad de nódulos se reduce a 0 y el porcentaje de alta cantidad de nódulos sube rápidamente. Como resultado, más de la mitad de la población tiene una alta cantidad de nódulos y el resto una cantidad media. Luego se produce un ligero descenso del porcentaje de individuos con una cantidad alta (Fig. 10.5).

En invierno, se recupera de nuevo la ligera bajada de finales de otoño. A continuación se produce un descenso progresivo desde una alta cantidad de nódulos a una cantidad media, surgiendo incluso un pico, de más del 20 % (en gónada y manto) y menos del 20% en hepatopáncreas, de escasa presencia de nódulos (Fig. 10.6).

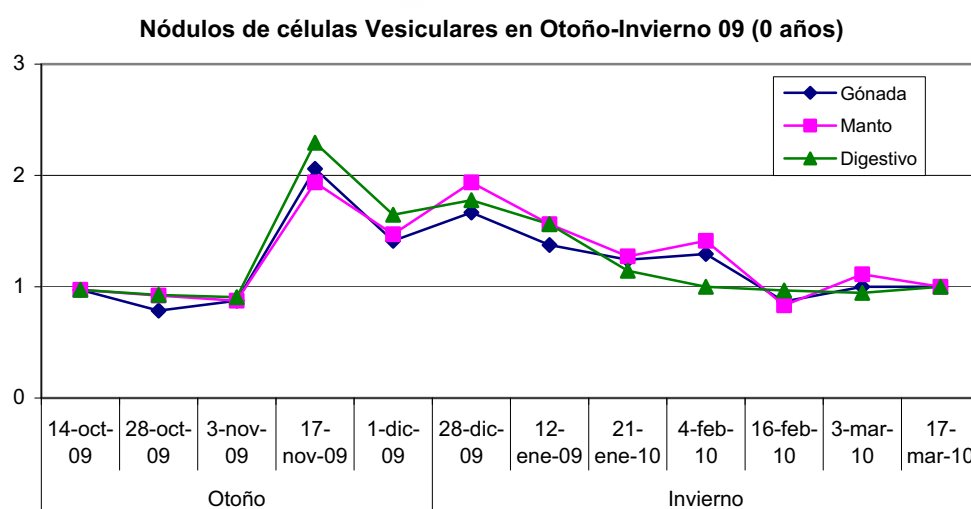


Fig. 10.6. Cantidad de nódulos de células vesiculares en la gónada, manto y digestivo durante el otoño e invierno en la población 09.

Resumen de la evolución de las reservas de la población 09

	Vesiculares			Nódulos		
	Gónada	Manto	Digestivo	Gónada	Manto	Digestivo
Otoño	Media, Media-baja, media-alta			Media, Media-baja, media-alta		
Invierno	Alta, Media			Alta, Media		

Fig. 10.7. Tabla resumen de la cantidad y localización de reservas de la población 09 durante el otoño e invierno.

- Las reservas de las tres regiones somáticas se comportan del mismo modo, y en ellas, las células vesiculares y nódulos de vesiculares siguen el mismo patrón.

- A finales de otoño e inicios de invierno se destina una alta cantidad de recursos a generar reservas, ya que la cantidad de nódulos es alta, y estas reservas se consumen poco, ya que la cantidad de vesiculares también es alta.
- A inicios del otoño y finales del invierno, los recursos disponibles se destinan a otros usos además de la generación de reservas, ya que la cantidad de nódulos se reduce. Y además, estas reservas se consumen porque la cantidad de vesiculares se reduce.

10.1.2. Gasto reproductor

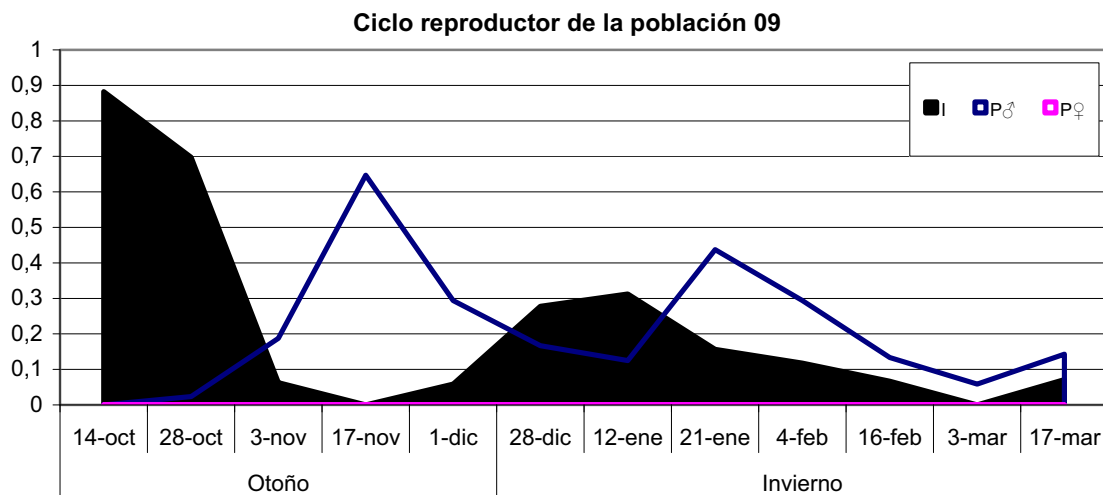


Fig. 10.8. Gasto reproductor de la población 09 durante el otoño e invierno según su ciclo reproductor. I: Indeterminados; P♂: Puesta macho; P♀: Puesta hembra.

A principios del otoño el gasto reproductor es escaso, pero a finales se incrementa por el desarrollo y puesta de los machos funcionales. Luego, a inicios de invierno se reduce de nuevo porque el ciclo reproductor está ralentizado y, a mediados de invierno, el gasto se incrementa ligeramente de nuevo porque los machos funcionales se desarrollan y ponen. Finalmente el gasto se reduce de nuevo (Fig. 10.8).

Resumen del gasto reproductor de la población 09

	Otoño	Invierno
Gasto reproductor	~	-

Fig. 10.9. Tabla resumen del gasto reproductor de la población 09 en otoño e invierno. ~: Gasto medio; -: Gasto bajo.

10.1.3 Crecimiento somático

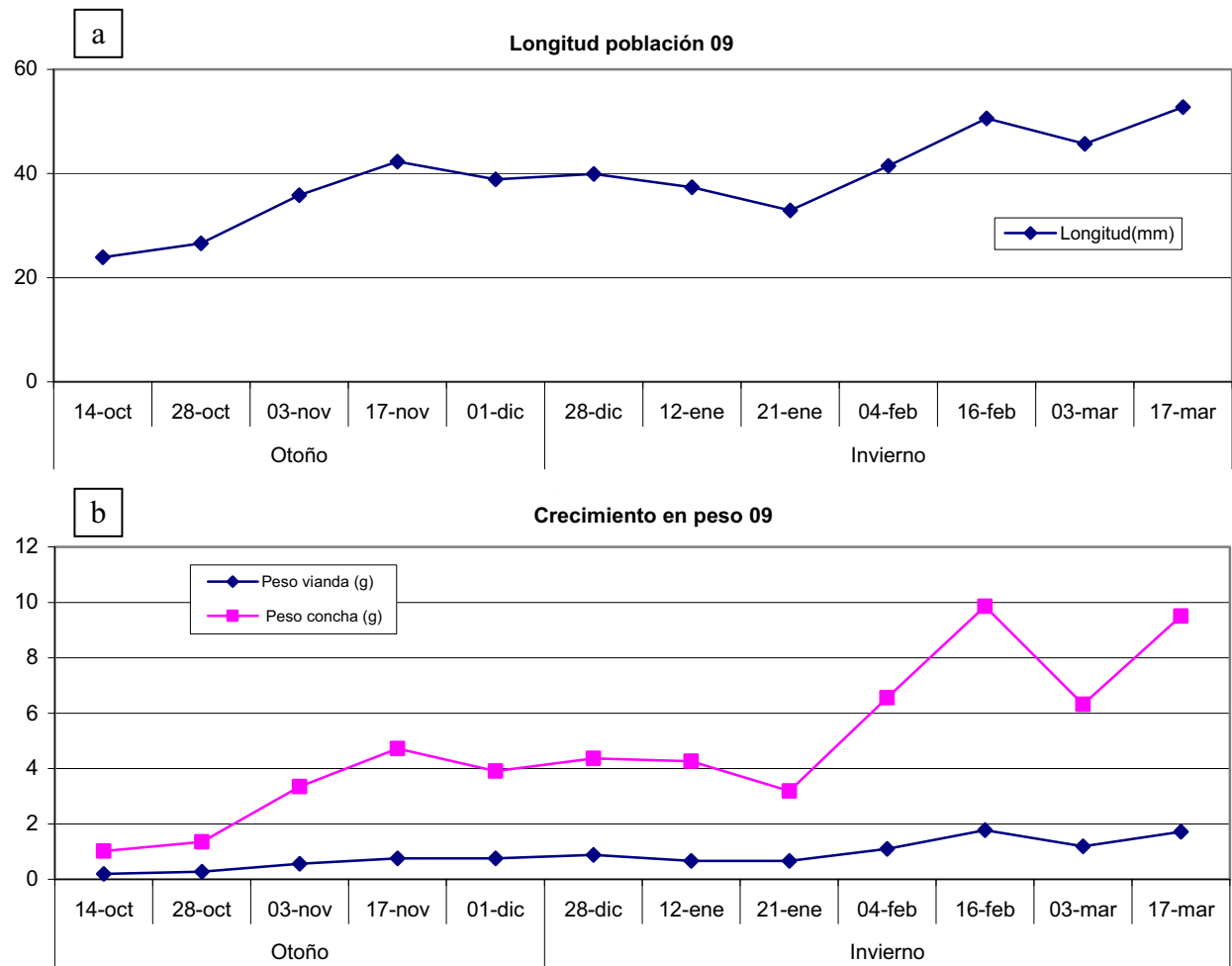


Fig. 10.10. Crecimiento de la población 09 durante el otoño e invierno en longitud (mm) (a) y peso (g) (b).

Otoño

Se produce un incremento importante de la longitud y del peso de la concha, y ligero de la vianda; luego se estabiliza (Fig. 10.10).

Invierno

Al inicio se mantiene estable, y luego hay un gran aumento, tanto en longitud como en peso, siendo más importante el de la concha que el de la vianda (Fig. 10.10).

Resumen del crecimiento somático de la población 09

	Longitud	Peso concha	Peso vianda
Otoño	+	+	~
Invierno	+	+	+

Fig. 10.11 Tabla resumen del crecimiento de la población 09 en otoño e invierno. +: Alto crecimiento; ~: Crecimiento medio.

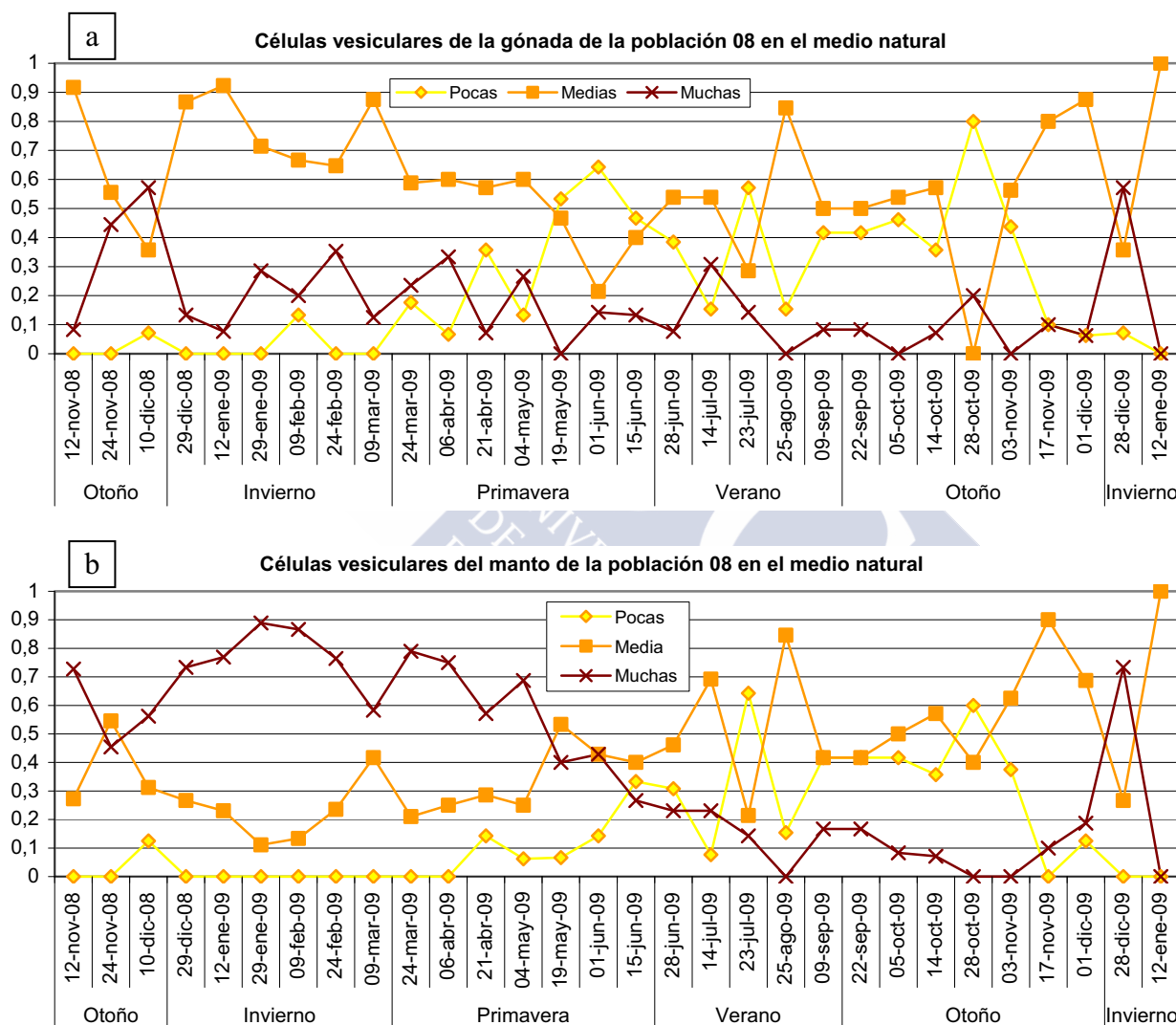
Hay un crecimiento importante, tanto en otoño como en invierno (Fig. 10.11). Lo que indica que los individuos de *O. edulis* de 0 años, predominantemente indeterminados, en otoño e invierno utilizan una cantidad importante de recursos destinados al crecimiento.

10.2.2 Población 08

10.2.2.1 Tejido de Reserva

Las ostras de esta población tienen 0 años y ya iniciaron su desarrollo gonadal.

a. Células vesiculares



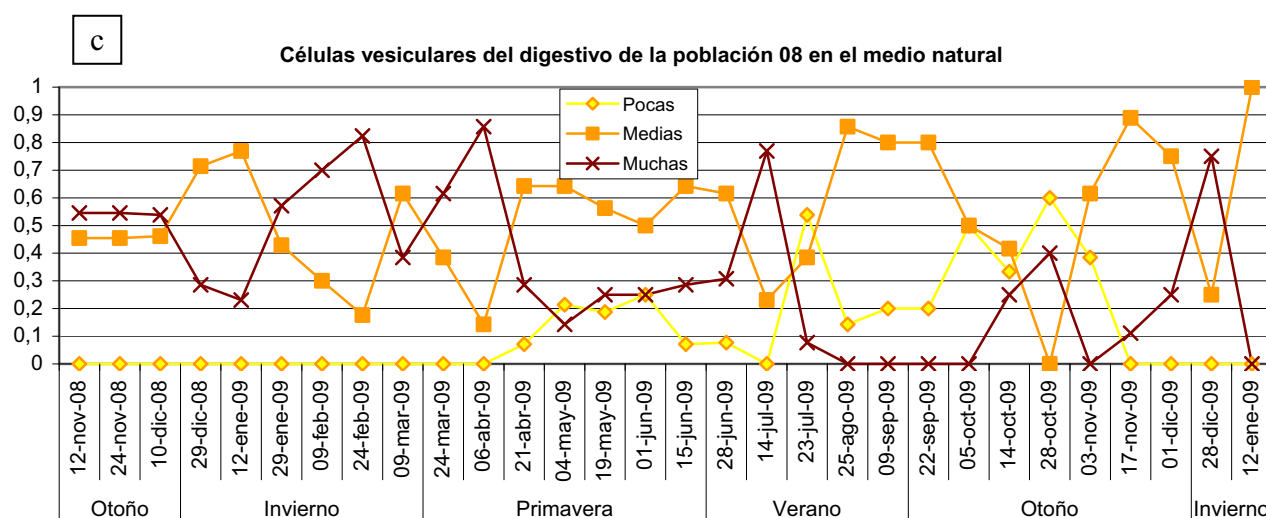


Fig. 10.12. a. Evolución de la cantidad de células vesiculares en la población 08 en la gónada (a), manto (b) y digestivo (c).

Otoño 08

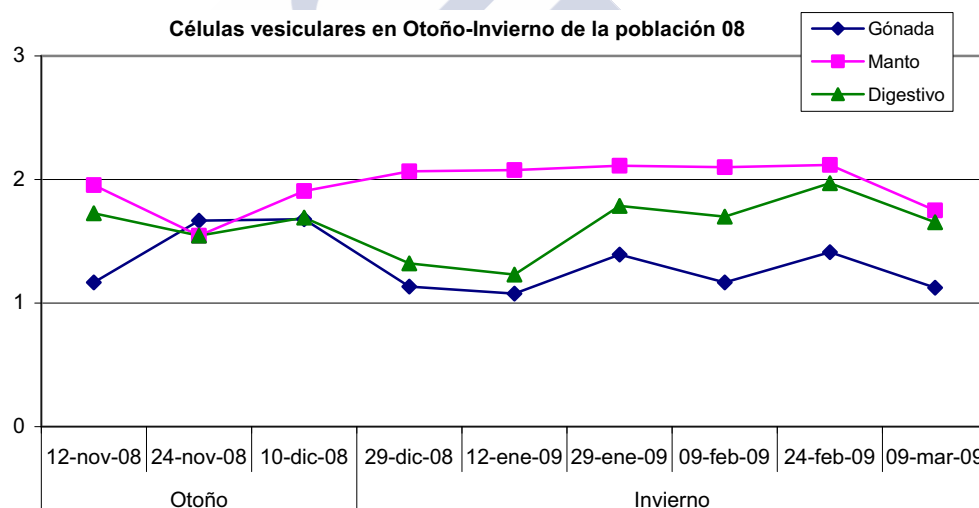


Fig. 10.13. Evolución de la cantidad de células vesiculares en la población 08 en la gónada, manto y digestivo durante el otoño e invierno. En el eje de ordenadas se representa la cantidad de células vesiculares, siendo 1 pocas, 2 medias y 3 muchas.

En la gónada, la mayoría de la población tiene una cantidad media de vesiculares, mientras que en el manto y el digestivo, más de la mitad tiene una alta cantidad de vesiculares. En las tres regiones se produce un incremento de vesiculares a finales de la estación (Fig. 10.13).

Invierno 08

En la gónada, al inicio del invierno, se produce una reducción de la cantidad de vesiculares, con lo que la mayoría de la población tiene una cantidad media de vesiculares durante todo el invierno. A mediados del invierno casi un 40 % de la población aumenta sus reservas, a continuación se reduce, surgiendo incluso más de un 10% con escasa presencia de vesiculares, para luego incrementarse de nuevo el porcentaje con alta cantidad de estas (Fig. 10.13).

En el manto, la cantidad de vesiculares se incrementa durante todo el invierno, y desciende a finales del mismo (Fig. 10.13).

Respecto al digestivo, inicialmente se reducen las vesiculares hasta predominar una cantidad media, luego se incrementan para reducirse a finales del invierno (Fig. 10.13).

Primavera 09

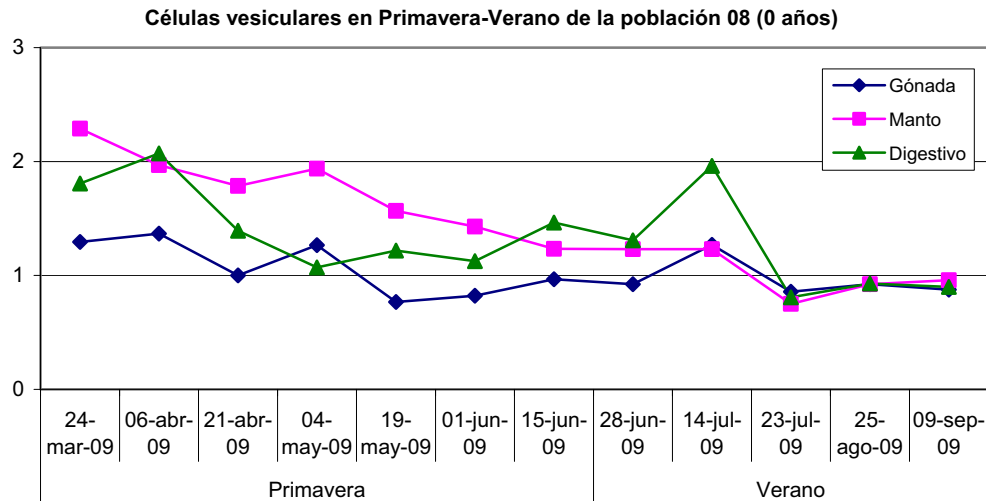


Fig. 10.14. Evolución de la cantidad de células vesiculares en la población 08 en la gónada, manto y digestivo durante la primavera y verano. En el eje de ordenadas se representa la cantidad de células vesiculares, siendo 1: pocas, 2: medias y 3: muchas.

Un 60% de la población se mantiene con una cantidad media de vesiculares durante la primera mitad de la estación, el resto fluctúa en 2 picos alternos de alta y baja cantidad de vesiculares. A finales de primavera desciende la cantidad de vesiculares y predomina la cantidad escasa (Fig. 10.14).

En el manto y el digestivo, inicialmente se incrementa la cantidad de vesiculares y luego desciende progresivamente, pasando a predominar la cantidad media (Fig. 10.14).

Verano 09

Las tres áreas son muy similares en su comportamiento. Al inicio de la estación se produce un incremento de la vesiculares, luego hay un alto descenso, donde predominan la escasez de vesiculares, en Julio, y luego se recupera ligeramente, manteniéndose equilibrados la escasez y la predominancia media de vesiculares en gónada y manto, y predominando la cantidad media en el digestivo. En general, en el digestivo, la cantidad de vesiculares es mayor que en las otras áreas (Fig. 10.14).

Otoño 09

Al igual que en verano, las tres áreas siguen el mismo patrón (Fig. 10.15).

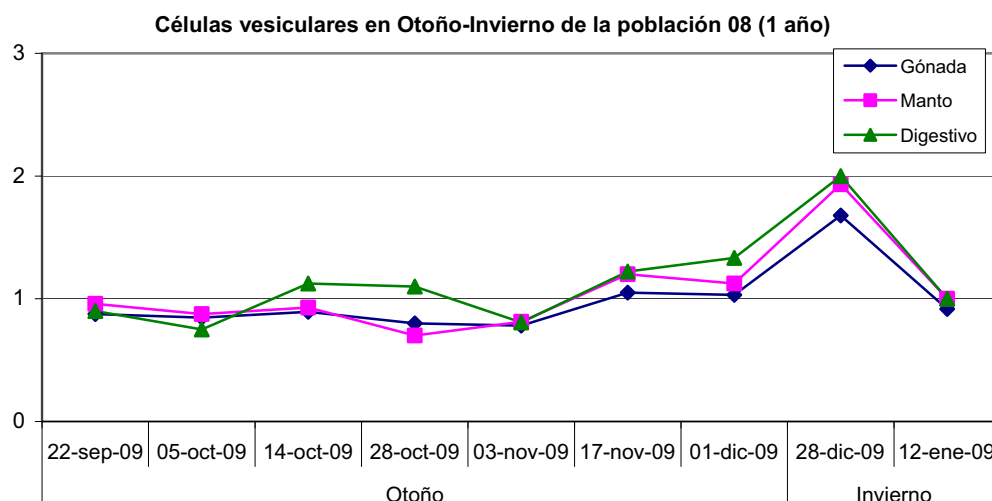


Fig. 10.15. Evolución de la cantidad de células vesiculares en la población 08 en la gónada, manto y digestivo durante otoño e invierno. En el eje de ordenadas se representa la cantidad de células vesiculares, siendo 1: pocas, 2: medias y 3: muchas.

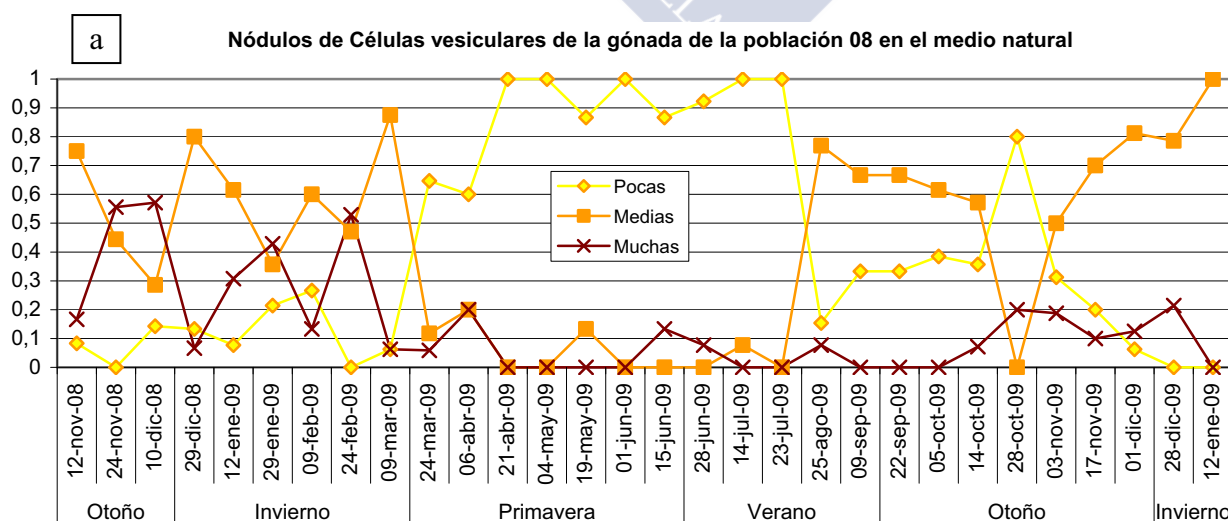
La escasez y la cantidad media de vesiculares se mantienen equilibradas, luego se reduce, predominando la baja cantidad de vesiculares y luego asciende, predominando de nuevo la cantidad media.

En la gónada y el digestivo, coincidiendo con la predominancia de escasas vesiculares, surge un pico de alta cantidad de vesiculares, que desaparece a continuación. Este pico es mayor en el digestivo.

Invierno 09

En las tres zonas somáticas se produce un rápido incremento de vesiculares, a continuación se reduce y el 100% de la población tiene una cantidad media de vesiculares (Fig. 10.15).

b. Nódulos de células vesiculares



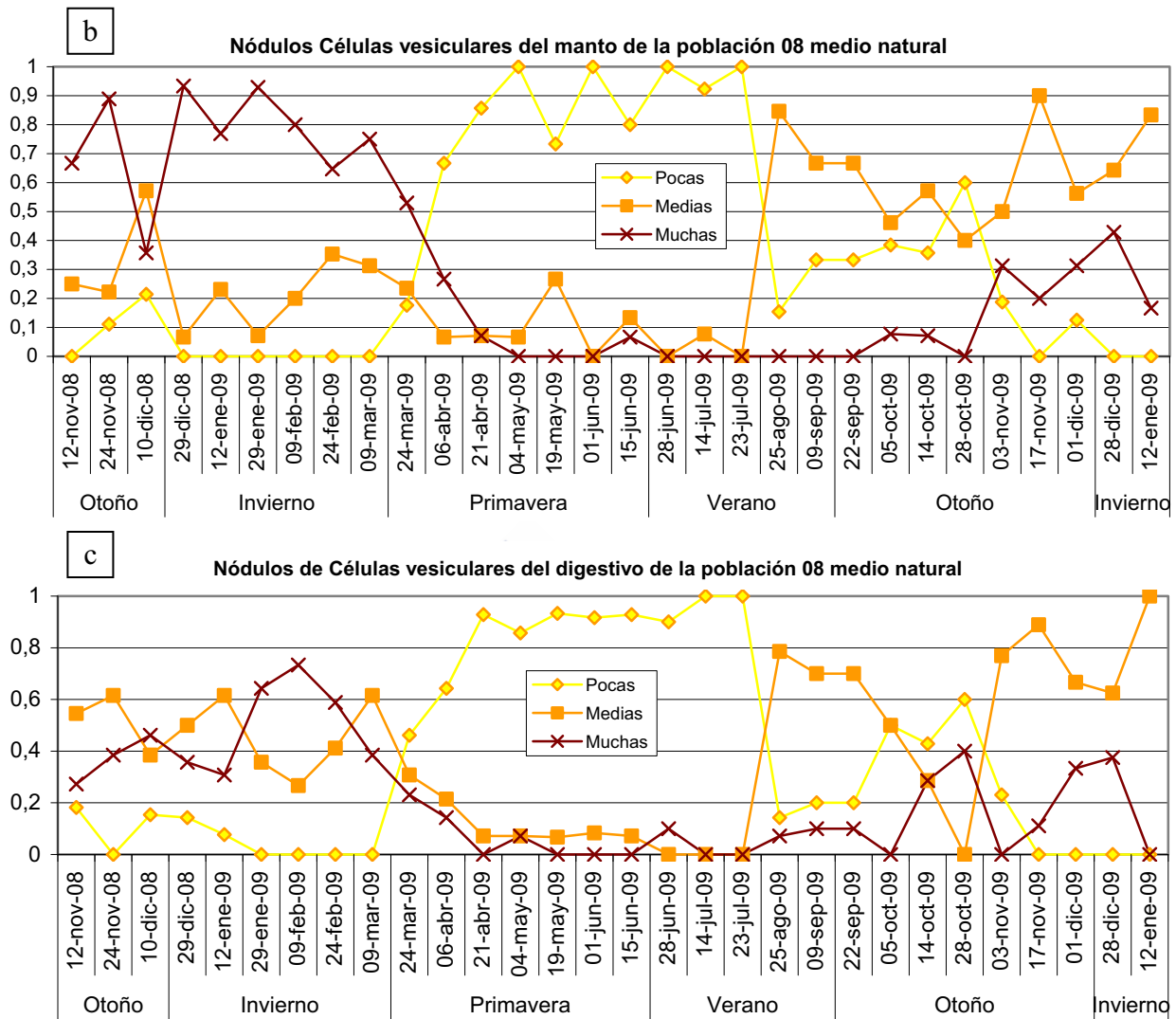


Fig. 10.16. Evolución de la cantidad de nódulos de células vesiculares en la población 08 en la gónada (a), manto (b) y digestivo (c).

Otoño 08

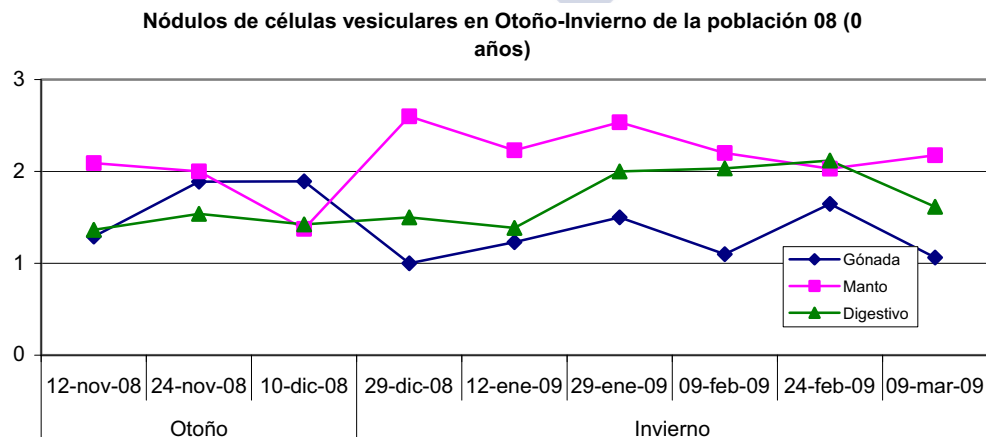


Fig. 10.17. Evolución de la cantidad de nódulos de células vesiculares en la población 08 en la gónada, manto y digestivo durante otoño e invierno. En el eje de ordenadas se representa la cantidad de células vesiculares, siendo 1: pocas, 2: medias y 3: muchas.

La gónada tiene una menor cantidad de nódulos de vesiculares al inicio del estudio. A continuación, en las tres zonas se produce un incremento de nódulos. (Fig. 10.17).

Invierno 08

En la gónada se produce un incremento, luego un descenso, un incremento y un descenso (Fig. 10.17).

En el manto hay un predominio de las altas cantidades de nódulos, con una ligera reducción al final de la estación (Fig. 10.17).

En el digestivo se produce un ligero descenso al inicio, luego se recupera, predominando las altas cantidades y vuelve a descender al final (Fig. 10.17).

Primavera 09

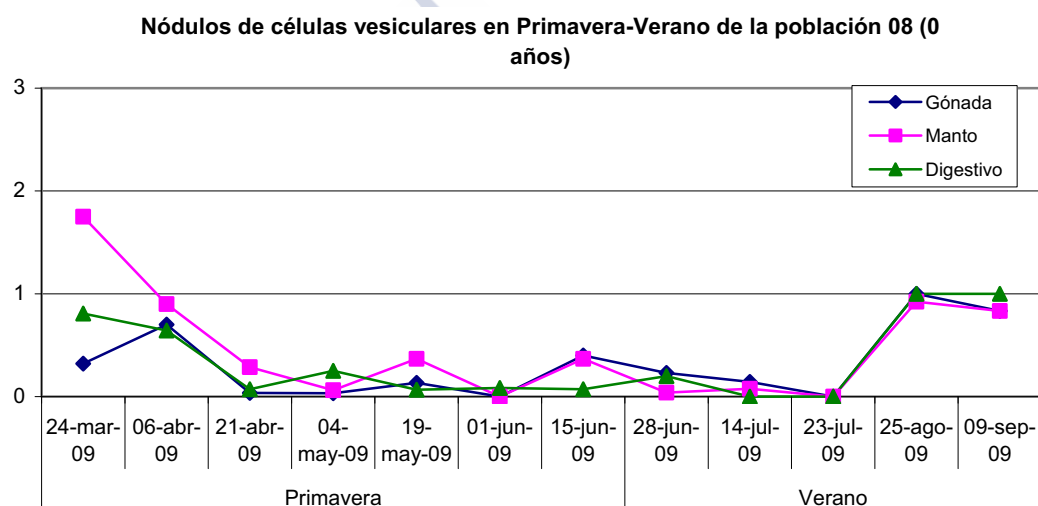


Fig. 10.18. Evolución de la cantidad de nódulos de células vesiculares en la población 08 en la gónada, manto y digestivo durante primavera y verano. En el eje de ordenadas se representa la cantidad de células vesiculares, siendo 1: pocas, 2: medias y 3: muchas.

En las tres áreas se produce un descenso intenso de la cantidad de nódulos, predominando la escasez de estos durante toda la estación (Fig. 10.18).

Verano 09

Durante la primera mitad del verano se mantiene la misma dinámica, es decir, escasez de nódulos de vesiculares. A finales de agosto se incrementa la generación de vesiculares, predominando la presencia media (Fig. 10.18)..

Otoño 09

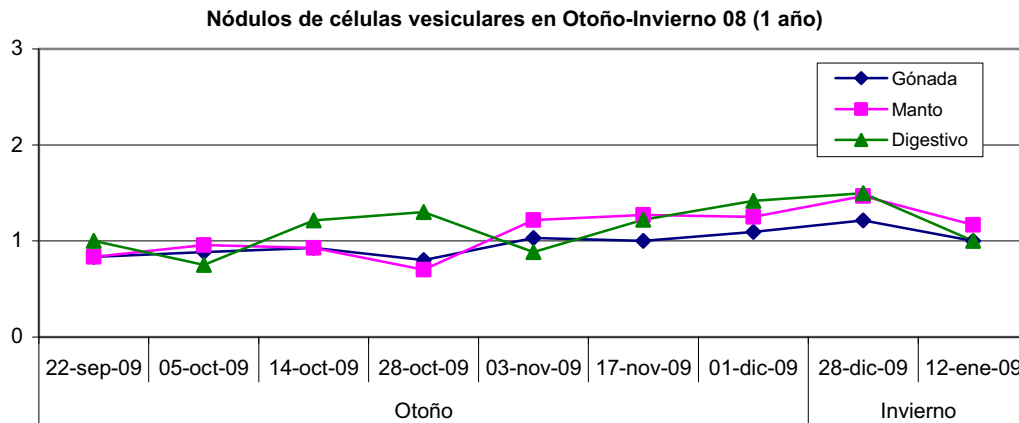


Fig. 10.19. Evolución de la cantidad de nódulos de células vesiculares en la población 08 en la gónada, manto y digestivo durante otoño e invierno. En el eje de ordenadas se representa la cantidad de células vesiculares, siendo 1: pocas, 2: medias y 3: muchas.

Se mantiene la predominancia de la cantidad media, con un porcentaje de baja cantidad. A continuación se reduce la cantidad de nódulos, predominando la escasez, sin embargo surge un porcentaje con alta producción de nódulos de vesiculares. Al final de la estación se incrementan los nódulos y predomina da cantidad media (Fig. 10.19).

Invierno 09

Se reducen los nódulos y al final el 100% de la población tiene una cantidad media de nódulos (Fig. 10.19).

Resumen de la evolución de las reservas de la población 08

	Vesiculares			Nódulos		
	Gónada	Manto	Digestivo	Gónada	Manto	Digestivo
Otoño 08	Media			Media-Alta		
Invierno 08	Media	Alta, Media-alta	Media, Alta	Media, Media-alta	Alta	Media-alta
Primavera 09	Media, Baja-media	Alta, Media	Alta, Media	Baja		
Verano 09	Media, Baja, Media			Baja, Media		
Otoño 09	Media-baja, Media			Media-baja, Baja, Media		
Invierno 09	Media			Media		

Fig. 10.20. Tabla resumen de la cantidad y localización de las reservas de la población 08 y 09 a lo largo de las estaciones.

- Finales de **otoño e invierno** son períodos de incremento de reservas, ya que los nódulos se incrementan, lo que indica que los recursos se están destinando a reservas, y las vesiculares están presentes en altas cantidades, lo que indica que estas reservas no se consumen (Fig. 10.20).
- **Primavera e inicios de verano** son épocas de consumo de reservas, ya que hay un descenso de las vesiculares. Hay pocos recursos destinados a generar reservas, ya que hay pocos nódulos (Fig. 10.20).
- La escasez de alimento en el **verano** se ve reflejado por un descenso de nódulos de células vesiculares (Fig. 10.20).
- A **finales de verano** vuelven a incrementarse las reservas, ya que el alimento vuelve a estar disponible y se pueden crear nódulos, además hay un menor consumo de vesiculares (Fig. 10.20).
- El **otoño e invierno** del 2009 sigue el mismo patrón que el otoño del 2008, es decir, hay una tendencia a incrementar reservas (nódulos) y estas se consumen poco (vesiculares) (Fig. 10.20).

10.2.2.2 Gasto reproductor

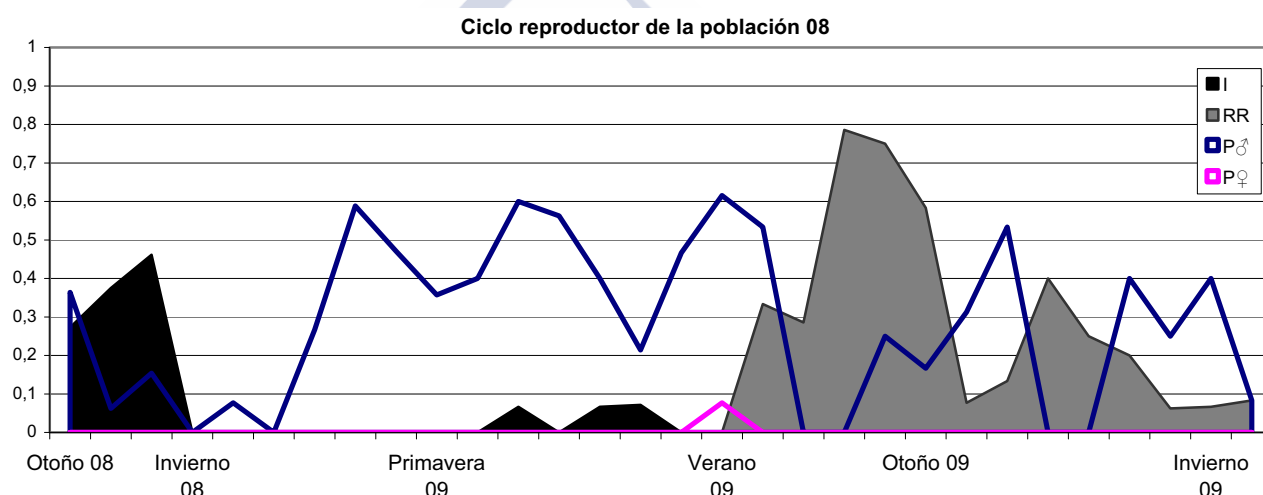


Fig. 10.21. Gasto reproductor de la población 08 según su ciclo reproductor. RR: Individuos en estado de Reposo-Restauración; I: Indeterminados; P♂: Puesta macho; P♀: Puesta hembra.

Otoño 08

Al inicio del desarrollo, en otoño e inicio del invierno, más del 40% de la población no inició su actividad gametogénica. El gasto reproductor es ligeramente bajo, ya que hay poco desarrollo gametogénico (Fig. 10.21).

Invierno 08

En invierno, sólo un pequeño porcentaje de machos funcionales llegan a puesta. El gasto es bajo porque el desarrollo gametogénico está ralentizado (Fig. 10.21).

Primavera y verano 09

En primavera e inicios del verano, la actividad gametogénica es alta, las puestas macho son muchas y constantes, y las hembras maduran, aunque el porcentaje de puestas hembra sea bajo. Con lo que el gasto en esta época es alto.

A finales de verano el desarrollo gametogénico se reduce por una escasez en la disponibilidad de alimento, con lo que el consumo de recursos en reproducción se reduce. Es la época de reposo, y marca el final e inicio de un ciclo (Fig. 10.21).

Otoño 09

En otoño, con la nueva disponibilidad de recursos, las ostras van saliendo de reposo e reiniciando en el desarrollo gametogénico, incrementando el gasto.

A finales de otoño e inicios de invierno hay otro descenso de la actividad gametogénica con entrada en reposo, con lo que el gasto reproductivo vuelve a descender (Fig. 10.21).

Invierno 09

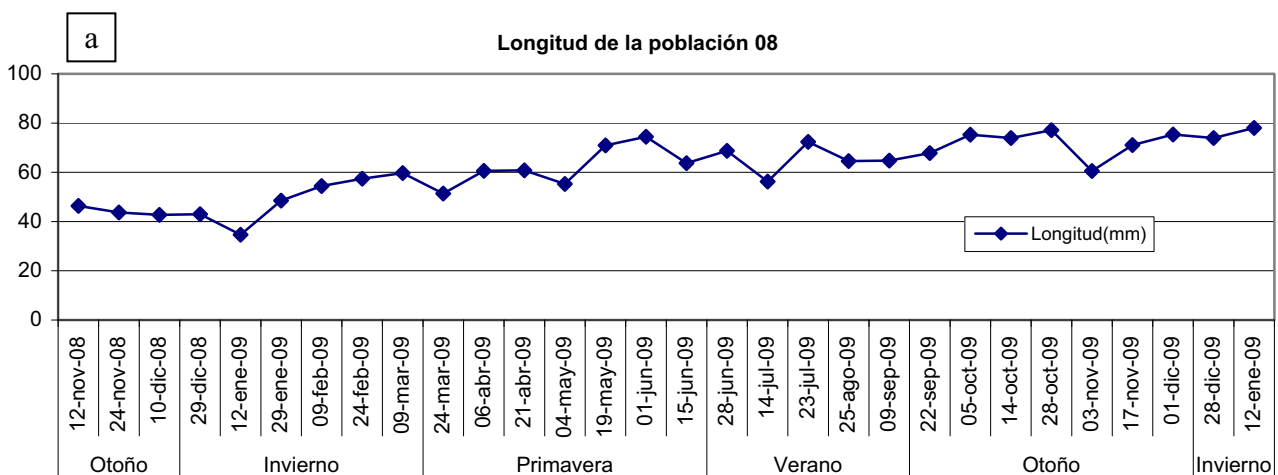
En invierno el desarrollo está ralentizado, y aunque hay puestas, estas están extendidas en el tiempo, es decir los mismos individuos están poniendo mucho tiempo. El gasto es bajo (Fig. 10.21).

Resumen del gasto reproductor de la población 08

	Otoño 08	Invierno 08	Primavera 09	Verano 09	Otoño 09	Invierno 09
Gasto reproductor	~-	-	+	+/-	~	-

Fig. 10.22. Tabla resumen del gasto reproductor de la población 08 a lo largo de las estaciones. ~-: Gasto medio-bajo; -: Gasto bajo; +: Gasto alto; +/-: Gasto alto en la primera mitad de la estación y bajo en la segunda mitad; ~: Gasto medio.

10.2.2.3 Crecimiento somático



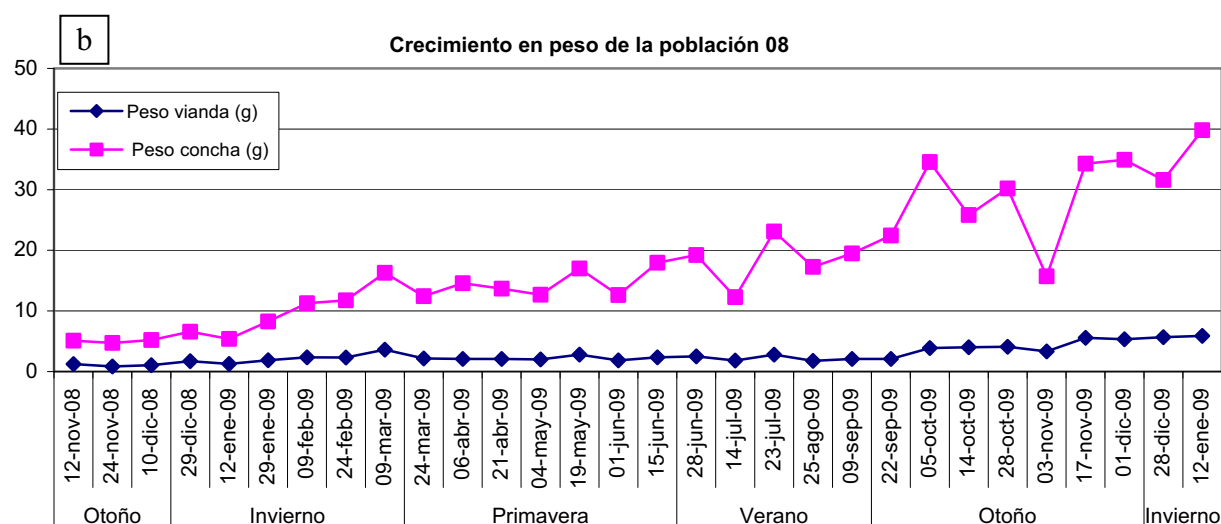


Fig. 10.23. Crecimiento de la población 08 en longitud (mm) (a) y peso (g) (b).

Otoño del 2008

No hay crecimiento (Fig. 10.23).

Invierno del 2008

Hay un incremento progresivo de la longitud y el peso, principalmente de la concha (Fig. 10.23).

Primavera del 2009

Hay un ligero incremento de la longitud y el peso de la concha (Fig. 10.23).

Verano del 2009

No se observa crecimiento significativo (Fig. 10.23)

Otoño del 2009

Al inicio del otoño se produce crecimiento con un incremento de longitud, pero sobretodo del peso, tanto de la vianda como de la concha (Fig. 10.23).

Invierno del 2009

Se produce un ligero incremento de la longitud y el peso de la concha, siendo este último más importante (Fig. 10.23).

Resumen del crecimiento de la población 08

	Longitud	Peso concha	Peso vianda
Otoño 08	0	0	0
Invierno 08	+	+	+
Primavera 09	~	~	0
Verano 09	0	0	0
Otoño 09	~+	+	+
Invierno 09	~+	+	0

Fig. 10.24. Tabla resumen del gasto en crecimiento de la población 08 a lo largo de las estaciones. 0: Sin crecimiento; +: Alto crecimiento; ~: Crecimiento medio; ~+: Crecimiento medio-alto.

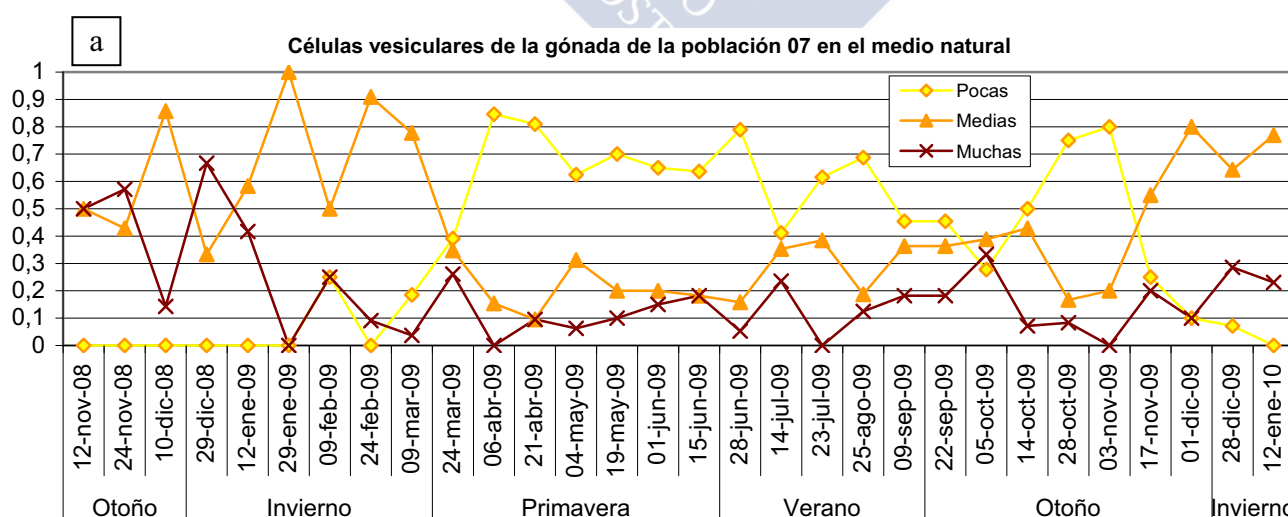
10.2.3. Población 07

Al inicio de los muestreos tenían 1 año de edad y tenían desarrollo gonadal

10.2.3.1. Tejido de Reserva

a. Células vesiculares

La evolución del contenido de células vesiculares en la población 07, en los tres tejidos estudiados, se recoge en la Fig. 10.25.



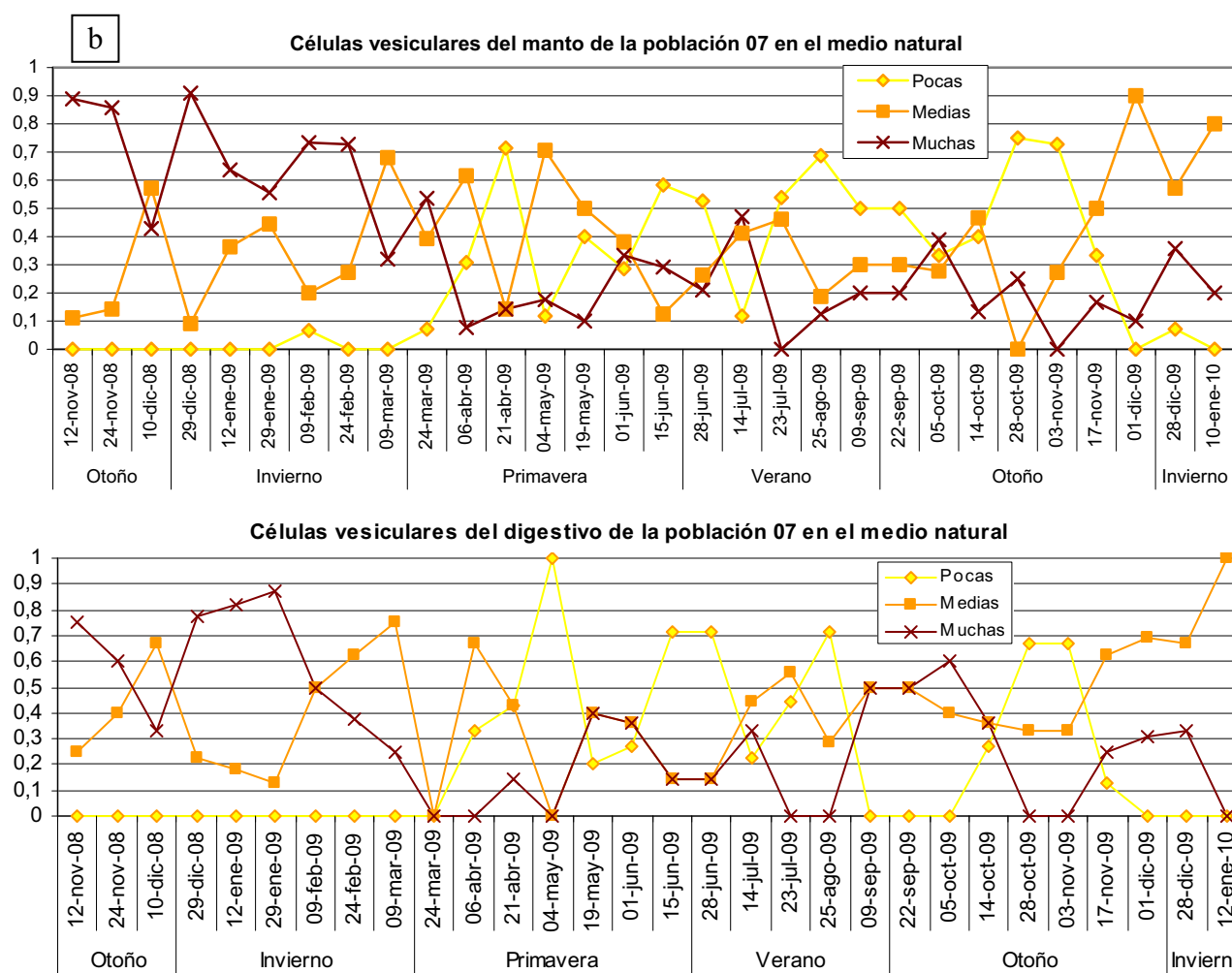


Fig. 10.25. Evolución de la cantidad de células vesiculares en la población 07 en gónada (a), manto (b) y digestivo (c). En el eje de las ordenadas se representa la proporción en tanto por uno de los individuos de la población.

Otoño 08

Se reduce la cantidad de vesiculares (Fig. 10.26).

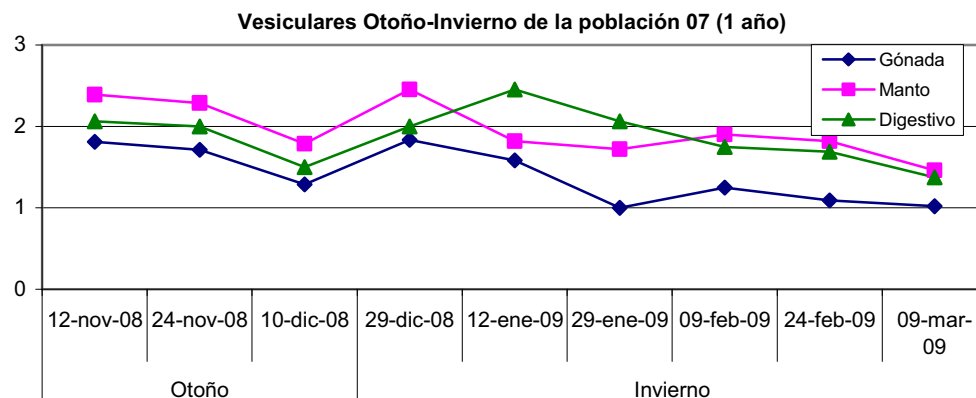


Fig. 10.26. Evolución de la cantidad de células vesiculares en la población 07 en la gónada (a), manto (b) y digestivo (c) durante otoño e invierno. En el eje de ordenadas se representa la cantidad de células vesiculares, siendo 1: pocas, 2: medias y 3: muchas.

Invierno 08

Al inicio de la estación se incrementa el porcentaje de alta cantidad de reservas, luego se reduce y se vuelve a incrementar. En la gónada pasa a predominar, con la primera bajada de la cantidad alta, la cantidad media de vesiculares, en el digestivo se hacen predominantes a partir de la segunda mitad (Fig. 10.26).

Primavera 09

Se continúan reduciendo la cantidad de vesiculares y en la gónada se mantienen bajas a lo largo de toda la estación. En el manto y el digestivo hay fluctuaciones de las cantidades de vesiculares (Fig. 10.27).

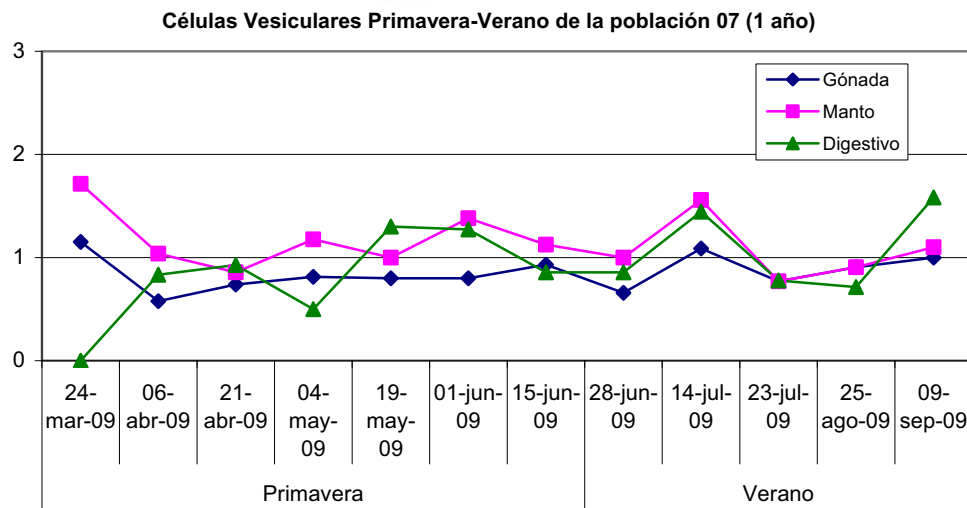


Fig. 10.27. Evolución de la cantidad de células vesiculares en la población 07 en la gónada (a), manto (b) y digestivo (c) durante primavera y verano. En el eje de ordenadas se representa la cantidad de células vesiculares, siendo 1: pocas, 2: medias y 3: muchas.

Verano 09

Se reduce la cantidad de vesiculares, luego se incrementa, se vuelve a reducir, coincidiendo con la escasez de alimento, y se vuelve a incrementar (Fig. 10.27).

Otoño 09

Se incrementa la cantidad de vesiculares, luego se reducen y se vuelve a incrementar.

En el digestivo la cantidad de vesiculares es mayor que en el resto de las zonas (Fig. 10.28).

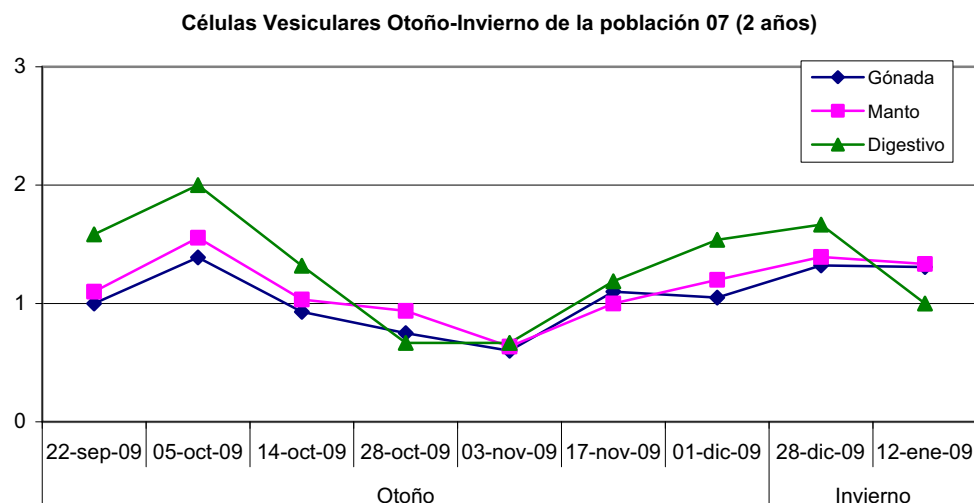


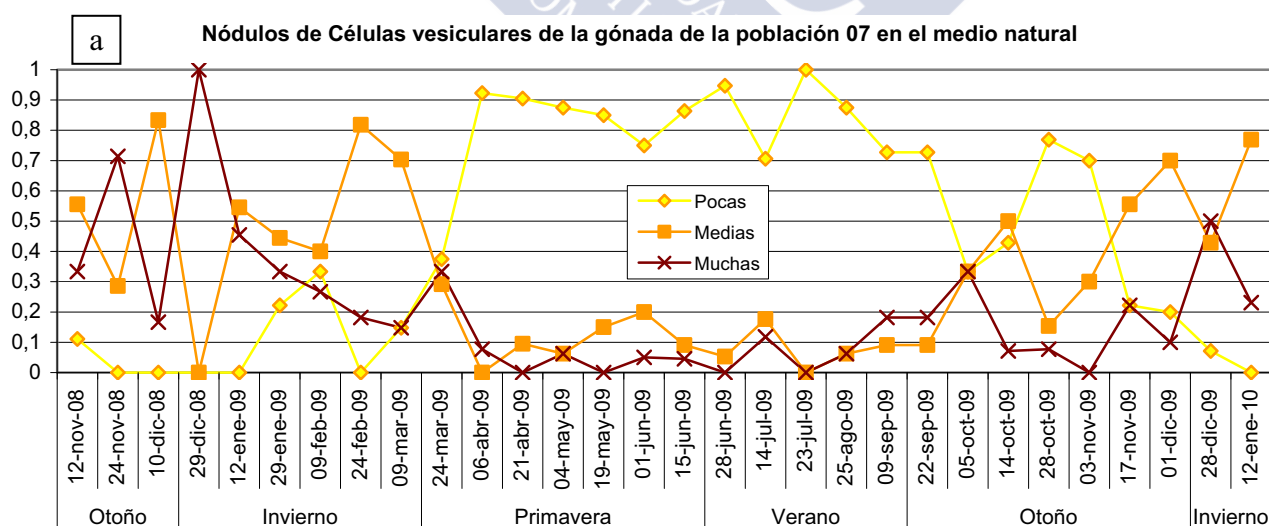
Fig. 10.28. Evolución de la cantidad de células vesiculares en la población 07 en la gónada, manto y digestivo durante otoño e invierno. En el eje de ordenadas se representa la cantidad de células vesiculares, siendo 1: pocas, 2: medias y 3: muchas.

Invierno 09

Se reduce la cantidad de vesiculares hasta predominar la cantidad media, con tendencia al 100% (Fig. 10.28).

a. Nódulos de células vesiculares

En las siguientes gráficas se representa la evolución de los nódulos de células vesiculares de la población 07 en las tres áreas anatómicas (Fig. 10.29), indicando en el eje de ordenadas el tanto por uno de individuos de la población.



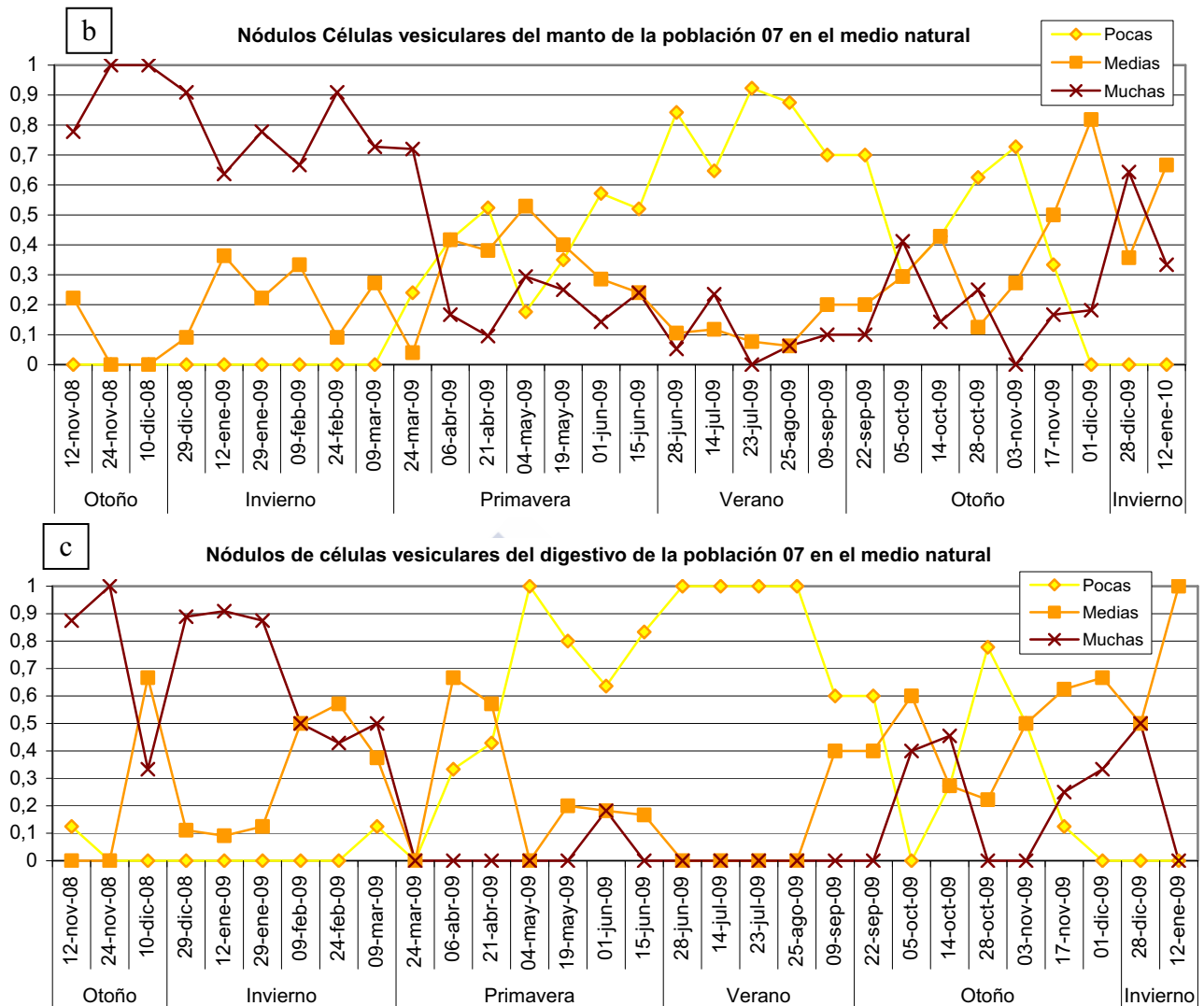


Fig. 10.29. Evolución de la cantidad de nódulos de células vesiculares en la población 07 en gónada (a), manto (b) y digestivo (c). En el eje de las ordenadas se representa la proporción en tanto por uno de los individuos de la población.

Otoño 09

Se incrementa la generación de células vesiculares, llegando, en el manto y en el digestivo, al 100% de los individuos con alta cantidad de nódulos de vesiculares. En el digestivo, se reduce al final del otoño y predomina la cantidad media (Fig. 10.30).

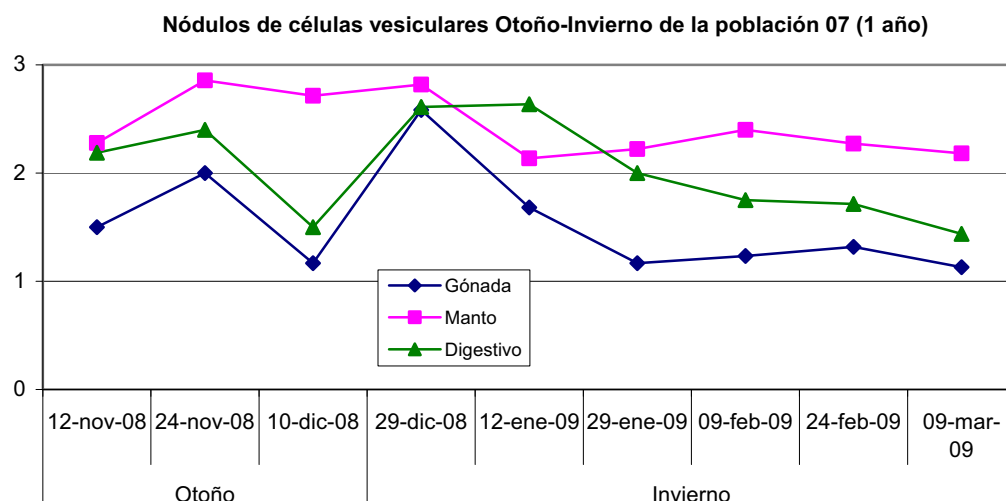


Fig. 10.30. Evolución de la cantidad de nódulos de células vesiculares en la población 07 en la gónada, manto y digestivo durante otoño e invierno. En el eje de ordenadas se representa la cantidad de células vesiculares, siendo 1: pocas, 2: medias y 3: muchas.

Invierno 08

Al inicio del invierno predomina la alta cantidad de nódulos, en la gónada se va reduciendo la cantidad poco a poco, en el manto se mantiene alta, con pequeñas fluctuaciones, y en el digestivo se mantiene alta y luego se reduce hasta igualarse la alta con la media cantidad (Fig. 10.30).

Primavera 09

En la gónada descende la cantidad de nódulos a principios y se mantiene baja durante toda la estación. En el manto hay fluctuaciones de los tres niveles de presencia, terminando la primavera predominando la escasa cantidad de nódulos. Por último, en el digestivo, se reduce al inicio y se mantiene baja con pequeños picos a finales (Fig. 10.31).

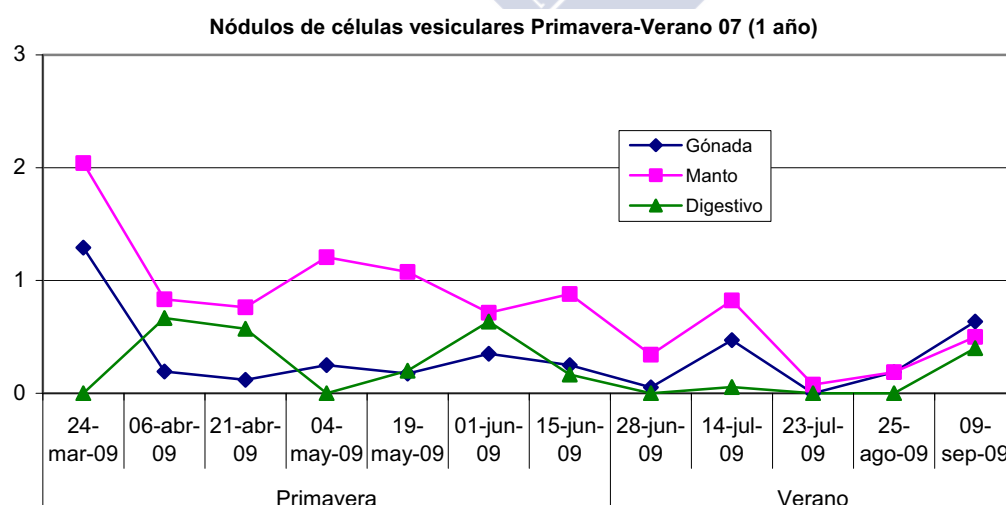


Fig. 10.31. Evolución de la cantidad de nódulos de células vesiculares en la población 07 en la gónada, manto y digestivo durante primavera y verano. En el eje de ordenadas se representa la cantidad de células vesiculares, siendo 1: pocas, 2: medias y 3: muchas.

Verano 09

En la gónada y el manto hay un ligero ascenso al inicio del verano, luego, coincidiendo con el período de escasez de alimento, el 100% de la población tiene la mínima cantidad de nódulos o carece de ellos. A finales de verano, con disponibilidad de alimento, la cantidad de nódulos asciende progresivamente (Fig. 10.31).

Otoño 09

La cantidad de nódulos asciende en las tres áreas, desciende de nuevo y se recupera (Fig. 10.32).

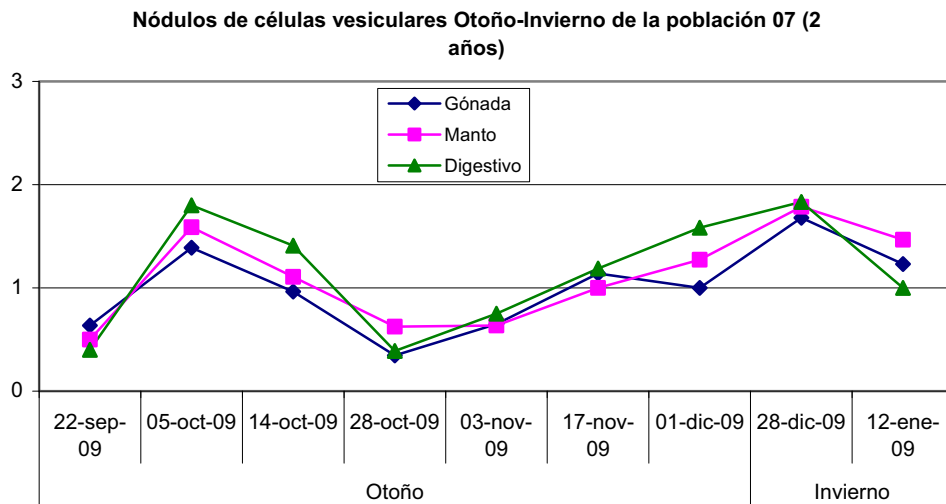


Fig. 10.32. Evolución de la cantidad de nódulos de células vesiculares en la población 07 en la gónada, manto y digestivo durante otoño e invierno. En el eje de ordenadas se representa la cantidad de células vesiculares, siendo 1: pocas, 2: medias y 3: muchas.

Invierno 09

La tendencia de incremento de los nódulos se mantiene a inicios del invierno, pero luego desciende y adquiere una tendencia de predominancia de una cantidad media (Fig. 10.32).

Resumen de la evolución de las reservas de la población 07

	Vesiculares			Nódulos		
	Gónada	Manto	Digestivo	Gónada	Manto	Digestivo
Otoño 08	Media-alta, Media	Alta, Media-alta	Alta, Media-alta	Media-alta, Media	Alta	Alta, Media-alta
Invierno 08	Alta-media, Media			Alta, Media-alta, Media	Alta	Alta, Media-alta
Primavera 09	Baja	Media, Baja, Media, Baja	Media-baja, Baja, Media, Baja	Baja	Media-baja, Media, Baja	Media-baja, Baja
Verano 09	Baja, Media, Baja-media			Baja, Medio-bajo		
Otoño 09	Media, Baja, Media		Media-alta, Baja, Media	Media-alta, Baja, Media		
Invierno 09	Media			Media		

Fig. 10.33. Tabla resumen de la cantidad y la localización de las reservas de la población 07 a lo largo de las estaciones.

- Finales de **otoño e invierno** son períodos de incremento de reservas, ya que los nódulos de vesiculares son abundantes. Además el consumo de reservas es escaso, ya que la cantidad de vesiculares es alta (Fig. 10.33).
- **Primavera e inicios de verano** son épocas de consumo de reservas, ya que la cantidad de vesiculares es escasa. Además, hay poca generación de vesiculares, ya que los nódulos son escasos (Fig. 10.33).
- La escasez de alimento en el verano se ve reflejado por un descenso de nódulos de células vesiculares.
- A finales de verano vuelven a incrementarse las reservas, ya que el alimento vuelve a estar disponible y se pueden crear nódulos, además hay un menor consumo de vesiculares.
- El otoño e invierno del 2009 sigue el mismo patrón que el otoño del 2008, es decir, hay una tendencia a incrementar reservas (nódulos) y estas se consumen poco (vesiculares).

10.2.3.2 Gasto reproductor

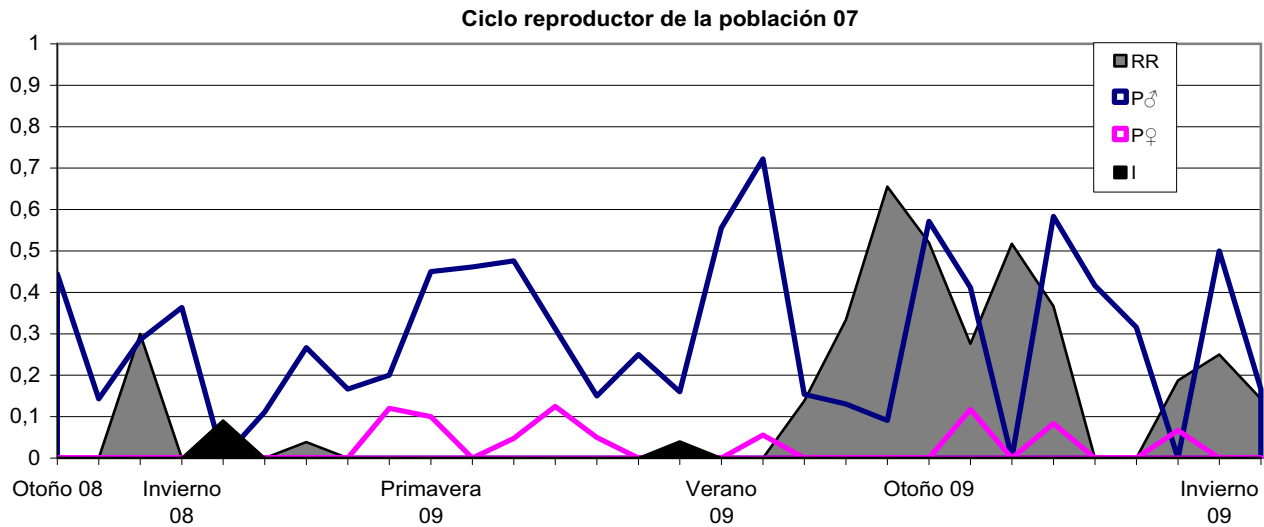


Fig. 10.34. Gasto reproductor de la población 07 según su ciclo reproductor. RR: Individuos en estado de Reposo-Restauración; I: Indeterminados; P♂: Puesta macho; P♀: Puesta hembra. En el eje de coordenadas se indica el tanto por uno de los individuos muestreados.

Otoño e Invierno 08

En otoño e invierno, el desarrollo gametogénico está ralentizado, por eso el gasto reproductor es bajo (Fig. 10.34).

Primavera y verano 09

A finales de invierno, primavera e inicios de verano la actividad gametogénica es intensa, hay un alto porcentaje de puestas, tanto macho como hembra. Por lo que el gasto reproductor es alto.

A finales de verano, con el descenso del alimento disponible, el desarrollo gametogénico se ralentiza, los animales entran en reposo y el gasto reproductor se reduce (Fig. 10.34).

Otoño 09

En otoño, con nueva disponibilidad de alimento, se reinicia el desarrollo, con lo que el gasto se incrementa, sin embargo, después de un importante pico de puestas macho y hembra, surge otro pico de reposo-restauración con lo que el gasto se reduce. A finales de otoño, al salir del reposo, se produce otro pico de puestas macho y hembra, lo que indica que el gasto se vuelve a incrementar. De todas formas el gasto es medio, ya que el desarrollo es lento (Fig. 10.34).

Invierno 09

En invierno el desarrollo se ralentiza aún más con lo que el gasto desciende (Fig. 10.34).

Resumen del gasto reproductor de la población 07

	Otoño 08	Invierno 08	Primavera 09	Verano 09	Otoño 09	Invierno 09
Gasto reproductor	~	-	+	+/-	~	-

Fig. 10.35. Tabla resumen del gasto reproductor de la población 07 a lo largo de las estaciones. ~-: Gasto medio-bajo; -: Gasto bajo; +: Gasto alto; +/-: Gasto alto en la primera mitad de la estación y bajo en la segunda mitad; ~: Gasto medio.

10.2.3.3 Crecimiento somático

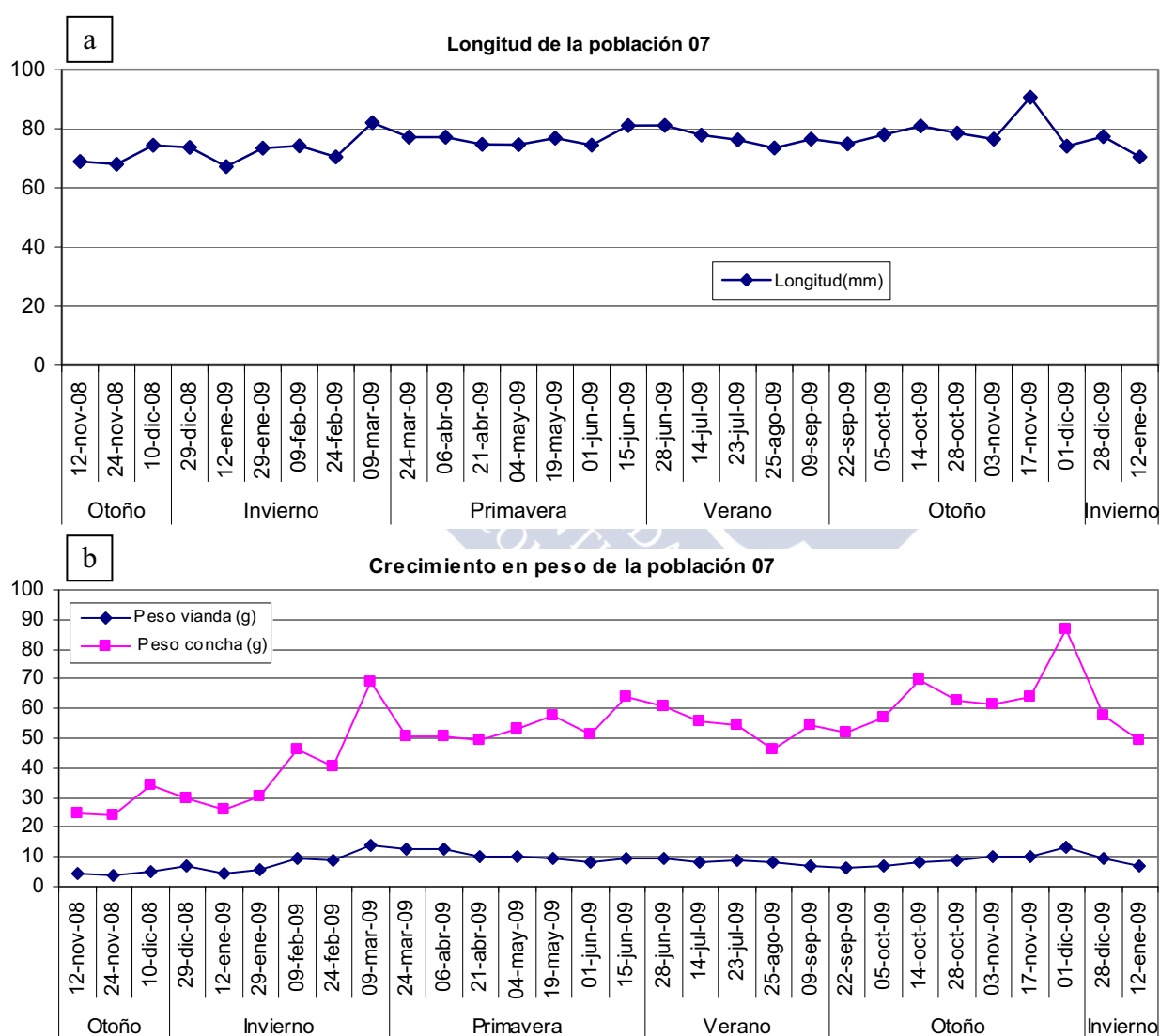


Fig. 10.36. Crecimiento de la población 08 en longitud (mm) (a) y peso (g) (b).

Otoño 08

No se aprecia crecimiento significativo, ni en longitud ni en peso (Fig. 10.36).

Invierno 08

Se observa un crecimiento en el peso, tanto de la concha como de la vianda. Y a finales de la estación, un ligero incremento de la longitud (Fig. 10.36).

Primavera 09

No se observa un crecimiento significativo (Fig. 10.36).

Verano 09

No se observa un crecimiento significativo (Fig. 10.36).

Otoño 09

Se aprecia un ligero incremento en el peso de la concha (Fig. 10.36).

Invierno 09

No se observa un crecimiento significativo (Fig. 10.36).

Resumen del crecimiento de la población 07

	Longitud	Peso concha	Peso vianda
Otoño 08	0	0	0
Invierno 08	~	+	+
Primavera 09	0	0	0
Verano 09	0	0	0
Otoño 09	0	0	0
Invierno 09	0	0	0

Fig.10.37. Tabla resumen del gasto en crecimiento de la población 07 a lo largo de las estaciones. 0: Sin crecimiento; +: Alto crecimiento; ~: Crecimiento medio.

10.3. Discusión

- A **finales de otoño e inicios de invierno**, independientemente de la edad, la mayoría de los recursos son destinados a crear reservas, ya que la cantidad de nódulos y de vesiculares es alta (Fig. 10.38 y 10.39)
- A **finales de invierno**, la cantidad de nódulos se reduce, lo que indica que los recursos están usando en otro destino (Fig. 10.38).
- A **finales de otoño e inicios del invierno**, independientemente de la edad, el consumo de reservas es escaso, ya que la cantidad de vesiculares es alta (Fig. 10.39).
- A **finales del invierno**, independientemente de la edad, la cantidad de vesiculares desciende, más o menos ligeramente (Fig. 10.39).

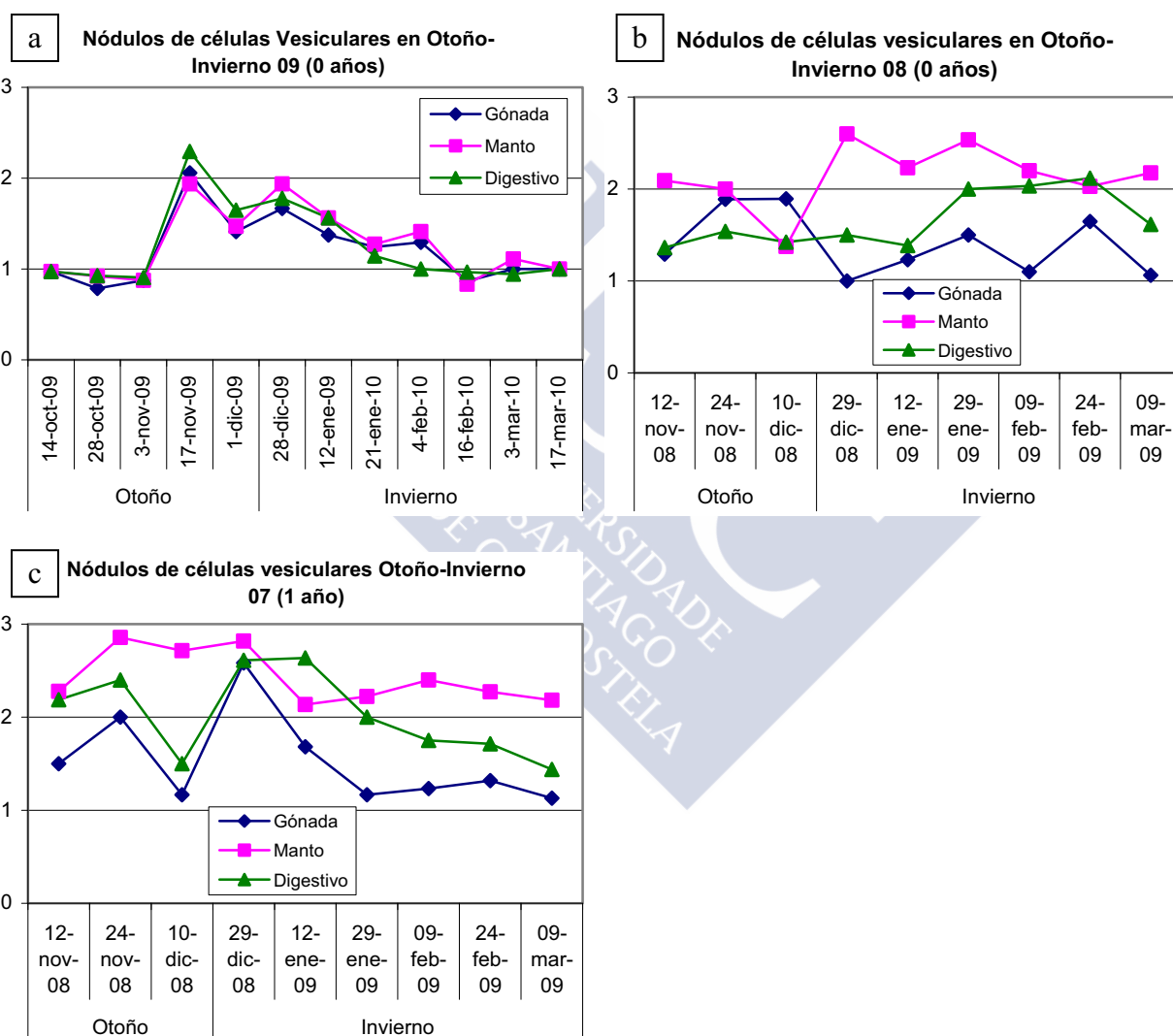


Fig. 10.38. Evolución de los nódulos de células vesiculares en otoño e invierno en las distintas poblaciones de edades. En el eje de ordenadas se representa la cantidad de células vesiculares, siendo 1: pocas, 2: medias y 3: muchas.

- En **invierno**, independientemente de la edad, las células vesiculares y los nódulos de células vesiculares de la gónada son las primeras en reducirse (Fig. 10.38 y 10.39).

- En **primavera e inicios de verano**, independientemente de la edad, la generación de reservas es escasa o nula, ya que la cantidad de nódulos de vesiculares es baja. Es decir, los recursos disponibles se utilizan en otra actividad (Fig. 10.38).

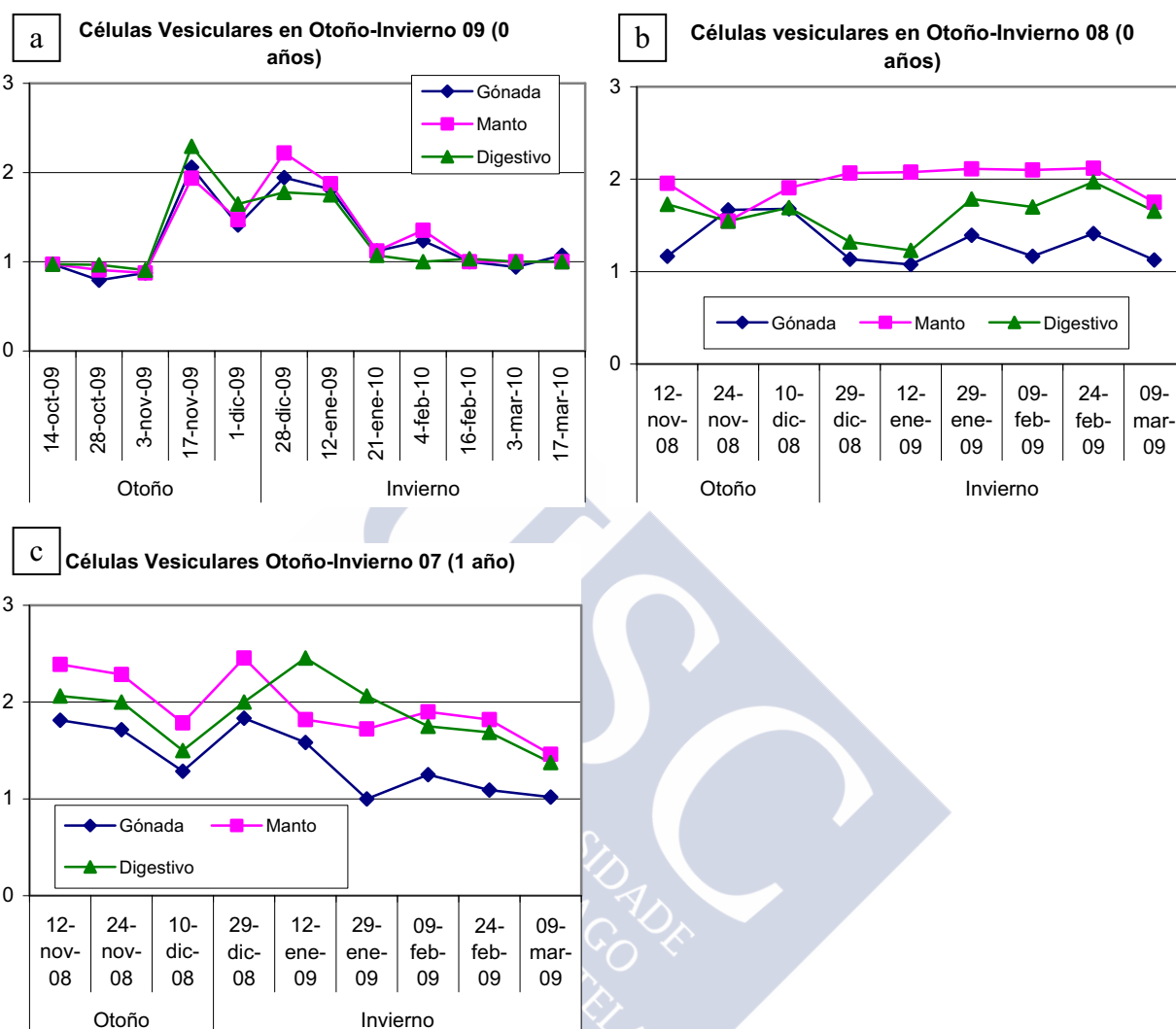


Fig. 10.39. Evolución de las células vesiculares en otoño e invierno en las distintas poblaciones de edades. En el eje de ordenadas se representa la cantidad de células vesiculares, siendo 1: pocas, 2: medias y 3: muchas.

- *Ostrea edulis* de un año de edad tiene una mayor capacidad para seguir generando tejido de reserva (nódulos de vesiculares) en **primavera-verano**, que las de 0 años (Fig. 10.40).
- A finales de julio y agosto, la cantidad de recursos (alimento) disponible es escaso, por eso la cantidad de nódulos vesiculares se reduce a cero. Coincide con el Reposo-restauración. Al disponer de nuevo de alimento, los nódulos se incrementan, ya que se vuelven a almacenar reservas (Fig. 10.40)
- Los animales de 0 años de edad incrementan más rápidamente la cantidad de nódulos vesiculares después de la época de reposo (Fig. 10.40).
- En **primavera e inicios de verano**, independientemente de la edad, el consumo de reserva es mayor, ya que la cantidad de vesiculares desciende (Fig. 10.41).

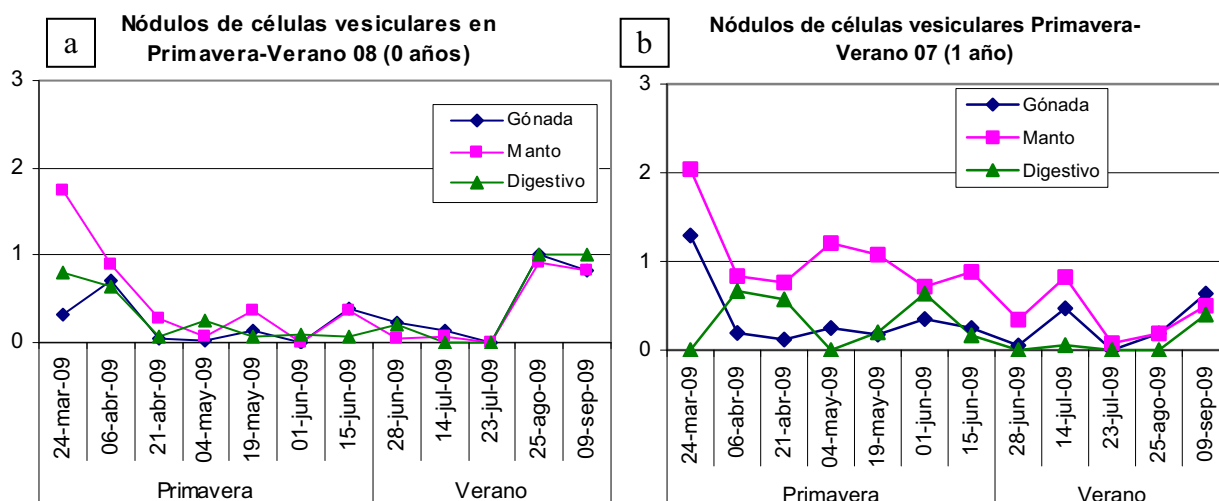


Fig. 10.40. Evolución de los nódulos de células vesiculares en primavera y verano en las distintas poblaciones de edades. En el eje de ordenadas se representa la cantidad de células vesiculares, siendo 1: pocas, 2: medias y 3: muchas.

- El gasto de reservas en las ostras de 0 años es más progresivo que en ostras de 1 año, ya que la cantidad de células vesiculares se reduce más lentamente (Fig. 10.41).
- A finales de julio y agosto, la escasa disponibilidad de alimento hace que el almacenaje de reservas (cantidad de nódulos de células vesiculares) caiga a cero (Fig. 10.40); las células vesiculares no se incrementan y, además, como los animales entran en reposo, el consumo de vesiculares se detiene. Con lo que la cantidad de vesiculares se mantiene estable (Fig. 10.41).
- En otoño e invierno, independientemente de la edad, se vuelven a redireccionar los recursos a la generación de reservas, ya que la cantidad de nódulos de vesiculares es mayor que en primavera-verano (Fig. 10.38 y 10.40)

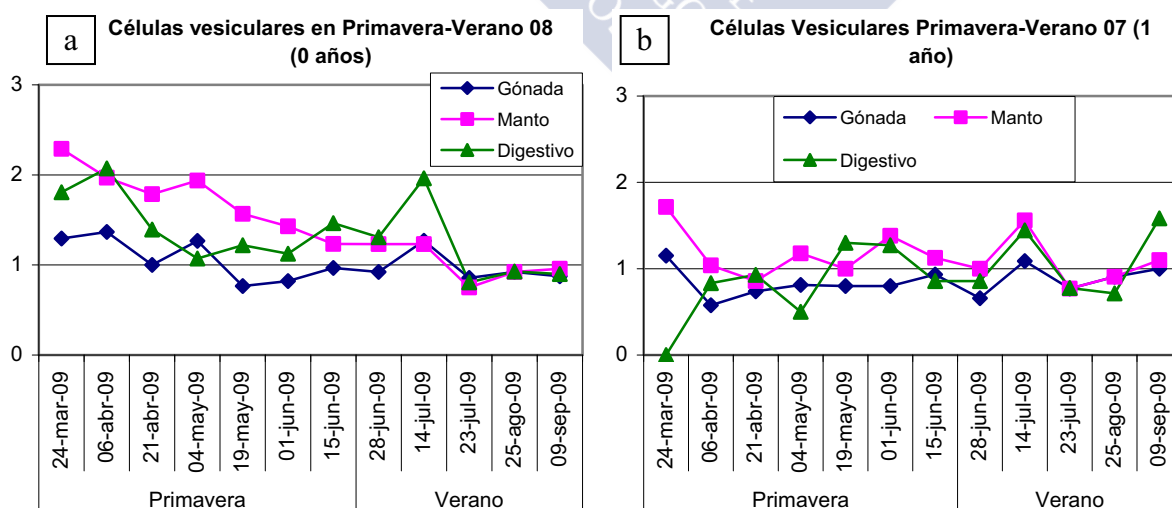


Fig. 10.41. Evolución de las células vesiculares en primavera y verano en las distintas poblaciones de edades. En el eje de ordenadas se representa la cantidad de células vesiculares, siendo 1: pocas, 2: medias y 3: muchas.

- En el periodo otoño-invierno de 2009 la generación de recursos, en 1 año de edad, es menor que en el periodo otoño-invierno de 2008. Esto puede deberse a la menor disponibilidad de recursos.
- La generación de recursos en individuos de 2 años fluctúa más que en los de 1 año, esto puede deberse a que, en los de 2 años, cuando se producen descensos de la cantidad de nódulos, los recursos se están destinando a otras actividades (Fig. 10.42).
- En otoño la cantidad de vesiculares se mantiene, elevándose en invierno. Esto indica que el consumo de reservas se reduce, respecto a la primavera y verano.

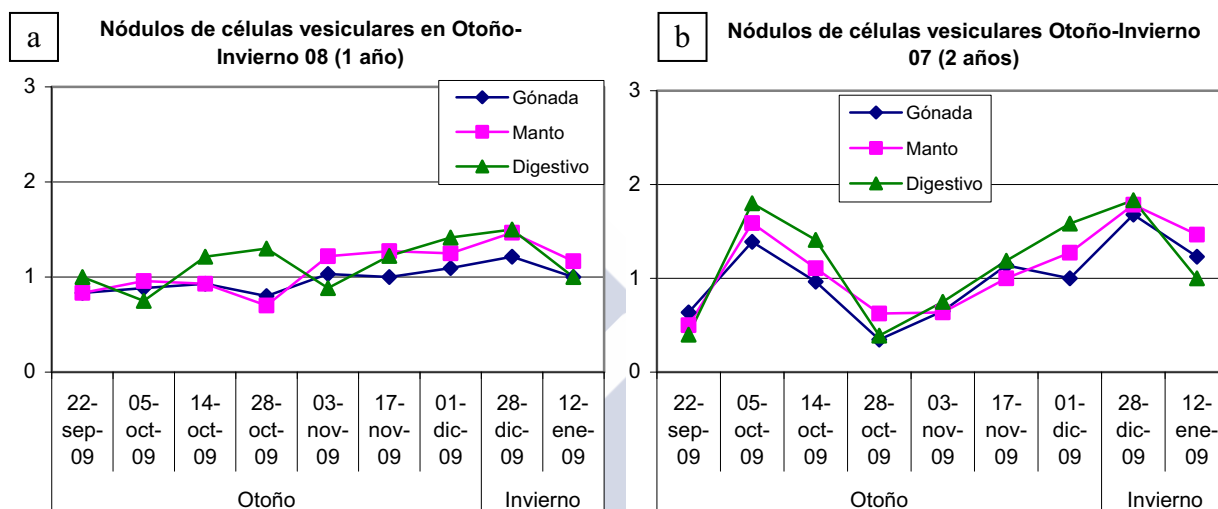


Fig. 10.42. Evolución de los nódulos de células vesiculares en otoño e invierno en las distintas poblaciones de edades. En el eje de ordenadas se representa la cantidad de células vesiculares, siendo 1: pocas, 2: medias y 3: muchas.

- En 2 años de edad, la cantidad de vesiculares fluctúa más que en 1 año de edad, inicialmente se incrementan, luego, a mediados de otoño se produce un descenso, para recuperarse de nuevo. Esto se debe a que las otras de 2 años están movilizandando más las reservas para otras actividades. El incremento de vesiculares se debe al incremento de nódulos (Fig. 10.43).
- En este periodo, otoño-invierno 2009, la cantidad de reservas, en 1 año de edad, es menor que en el periodo otoño-invierno 2008. Esto se debe a que la producción de reservas también es menor.

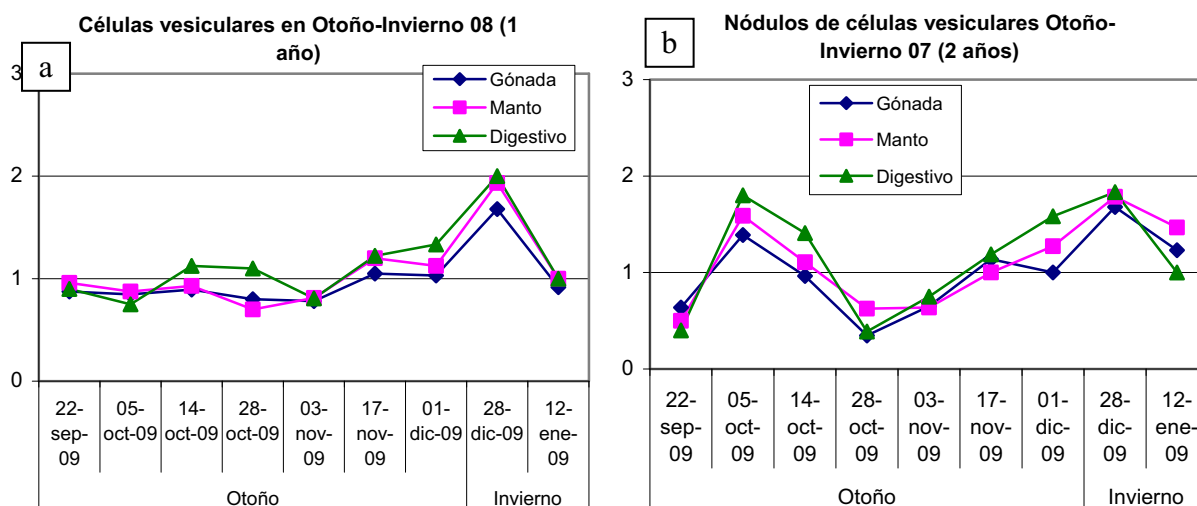


Fig. 10.43. Evolución de las células vesiculares en otoño e invierno en las distintas poblaciones de edades. En el eje de ordenadas se representa la cantidad de células vesiculares, siendo 1: pocas, 2: medias y 3: muchas.

Si resumimos las conclusiones del gasto empleado en las distintas vías y por estación y edad obtenemos las siguientes tablas:

Población 08 0 años	Otoño	Invierno	Primavera	Verano
Reservas	+	+	-	-
Reproducción	~-	-	+	+
Crecimiento	0	+	~	0

Fig. 10.44. Tabla resumen de la distribución de los recursos de la población 08 en las distintas estaciones. ~-: Gasto medio-bajo; -: Gasto bajo; +: Gasto alto; ~: Gasto medio; 0: Sin gasto.

Población 09 0 años	Otoño	Invierno
Reservas	-	+
Reproducción	-	~
Crecimiento	+	+

Fig. 10.45. Tabla resumen de la distribución de los recursos de la población 09 en las distintas estaciones. -: Gasto bajo; +: Gasto alto; ~: Gasto medio.

Población 07 1 año	Otoño	Invierno	Primavera	Verano	
Reservas	+	+	-	-	
Reproducción	~	-	+	+	0
Crecimiento	0	+	0	0	

Fig. 10.46. Tabla resumen de la distribución de los recursos de la población 07 en las distintas estaciones.
-: Gasto bajo; +: Gasto alto; ~: Gasto medio; 0: Sin gasto.

Independientemente de la edad, las condiciones desfavorables de alimentación de los meses de julio y agosto reducen el gasto reproductor y el crecimiento, así como la génesis de nuevas reservas. Esto presenta a la disponibilidad de alimento como un factor limitante de las tres vías.

Las reservas tienen una fluctuación estacional, independientemente de la edad:

- En **otoño e invierno** se destina una importante cantidad de recursos a generar reservas.
- En **primavera y verano** la cantidad de recursos destinados a las reservas es escasa o nula, y estas, a su vez se van reduciendo.

Como ya se vio, independientemente de la edad, el **gasto reproductor** tiene una alta estacionalidad:

- En **otoño** el gasto reproductor es medio bajo.
- En **invierno** el gasto reproductor es bajo.
- En **primavera y verano** el gasto es alto.
- A **finales de verano** el gasto es nulo, ya que se detiene el desarrollo.

El **crecimiento somático** también tiene un comportamiento estacional, de este modo, el mayor crecimiento se produce en **invierno**, cuando hay más reservas, y el gasto reproductor es mínimo.

Sin embargo, el crecimiento somático está más determinado por la edad que por las condiciones ambientales. Las poblaciones de **0 años** presentan un mayor crecimiento que los de 1 año.

En el primer año, se destina más energía al crecimiento somático que a la reproducción, con la edad, el crecimiento se reduce y se incrementa el gasto reproductor. Hay que tener en cuenta que con la edad también se incrementa la funcionalidad hembra. Pero es imposible determinar si hay más crecimiento a 0 años porque el gasto reproductor es menor, o si hay menos capacidad reproductora porque los recursos se destinan principalmente al crecimiento. Por otro lado es imposible determinar si el gasto reproductor hembra es mayor que el macho, ya que, el incremento del gasto a partir del segundo año de vida coincide con una mayor funcionalidad hembra, sin embargo, también hay que tener en cuenta que, con la edad, la cantidad de gametos producidos es mayor, tanto machos como hembras.

Si desglosamos cada vía de uso de energía y lo analizamos en cada estación y clase de edad tenemos lo siguiente:

		Otoño		Invierno		Primavera		Verano		Otoño		Invierno	
		0 años	1 año	0 años	1 año	0 años	1 año	0 años	1 año	1 año	2 años	1 año	2 años
Reservas	Células vesiculares	~	~+	~+	~+	~	~-	~-	~-	~-	~-	~	~
	Nódulos de células vesiculares	~+	~+	~+	~+	-	~-	~-	~-	~	~	~	~
Gasto reproductor		~-		-		+		+/0		~		-	
Crecimiento somático	Longitud	+	0	+	~	~	0	0	0	0	0	~+	0
	Peso	+	~+	+	+	~	0	0	0	~+	0	+	0

Fig. 10.47. Tabla resumen de la distribución de los recursos a dos edades, a lo largo de las estaciones. ~-: Gasto medio-bajo; -: Gasto bajo; ~+: Gasto medio-alto; +: Gasto alto; ~: Gasto medio; +/0: Gasto alto en la primera mitad y nulo en la segunda; 0: Sin gasto.

- Las tres vías son independientes entre sí, en el modo de que cada una puede usar los recursos directamente, sin tener que transformarlos antes en reservas.
- Reparto de los recursos entre las tres vías:
 - Lo que determina el número de vías a las que se destinan recursos es la cantidad de estos de los que se dispone.
 - Los factores ambientales determinan el gasto reproductor.
 - La edad establece la preferencia de la vía del crecimiento somático, potenciado en 0 años.
 - Según los recursos utilizados en las otras vías, los sobrantes se utilizan para generar reservas a través de nódulos de células vesiculares.
- Los animales de 0 años de edad tienen un coste reproductor menor que los de 1 año, ya que la cantidad de gametos producidos es menor; sin embargo, la diferencia de recursos destinados a la reproducción se destina al crecimiento, con lo que la suma de los recursos de la vía de crecimiento y reproducción es la misma para las dos clases de edad.
- La cantidad de reservas generadas depende de la cantidad de recursos destinados a la reproducción y el crecimiento.

- El gasto de reproducción es independiente de las otras dos vías, ya que varía según los factores medioambientales, mientras que la génesis de reservas dependen del gasto reproductor y el crecimiento somático.
- A mayor edad mayor es el gasto reproductivo, y menos recursos quedan para las otras vías.
- A medida que las ostras envejecen van reduciendo la cantidad de recursos destinados a incrementar la longitud, y se centran más en aumentar en peso.
- Reparto de los recursos a lo largo de las estaciones en las distintas clases de edad:

		Edad	
		0 años	1 año
ESTACIÓN	Otoño	Crecimiento y Reservas	Reservas y Reproducción (escaso)
	Invierno	Crecimiento y Reservas	Reservas
	Primavera	Crecimiento y Reproducción	Reproducción
	Verano	Crecimiento y Reproducción	Reproducción

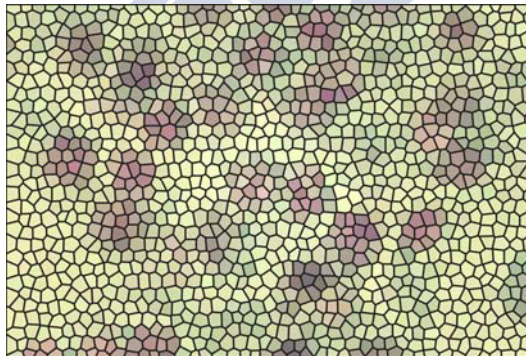
Fig. 10.48. Tabla resumen de usos y distribución de los recursos durante las estaciones.

- En condiciones desfavorables (**invierno**), el gasto reproductor es escaso, con lo que los recursos disponibles para las otras dos vías son mayores.
 - En 0 años se da preferencia al crecimiento, quedando recursos suficientes para la generación de reservas.
 - En 1 año, el crecimiento es menor, y quedan más recursos para crear reservas.
 - En 2 años no se produce crecimiento, con lo que todos los recursos se utilizan para generar reservas.
- En condiciones favorables (**primavera e inicios de verano**), el gasto reproductor es mayor, con lo que los recursos disponibles para el crecimiento y la génesis de reservas es escasa.
 - En 0 años se preferencia el crecimiento, quedando la cantidad de nódulos a mínimos.
 - En 1 años no hay crecimiento, y los recursos se usan en su mayoría en la reproducción y pocos en la generación de reservas.
- En condiciones intermedias (otoño), el gasto reproductor es medio, con lo que hay una cantidad media de recursos disponibles para las otras dos vías.
 - En 0 años se da preferencia al crecimiento, quedando recursos disponibles para la creación de reservas.
 - En 1 año el crecimiento es exclusivamente en peso, quedando muchos recursos para la generación de reservas.

- En 2 años de edad, no hay crecimiento, sin embargo, la cantidad de nódulos vesiculares es medio-bajo, esto se debe a que el gasto reproductor es mayor, se produce una mayor cantidad de gametos, y quedan menos recursos disponibles para las reservas.
- La cantidad de células vesiculares indica la cantidad de reservas de las que dispone un animal, y estas son un balance entre la cantidad de reservas generadas y las consumidas.
- **En invierno**, la génesis de reservas es media, el gasto reproductor es bajo y el crecimiento medio o bajo, con lo que la creación de reservas y el consumo se compensan, tendiendo al incremento de reservas.
- En **primavera e inicios de verano**, la génesis de reservas es escaso, el gasto reproductor alto, y el crecimiento medio (en 0 años), con lo que se desequilibra hacia el consumo y las reservas descienden.
- En **otoño**, la creación de reservas es medio o alto, el gasto reproductor medio, incrementándose con la edad, y el crecimiento menor cuanto mayor es la edad, con lo que el consumo y el gasto están relativamente compensándose, y las reservas son mayores cuanto menor es la edad del animal.
- La cantidad y la génesis de reservas depende indirectamente de la edad:
 - A mayor edad más gasto reproductivo, y menos recursos quedan disponibles para la génesis de reservas y mayor es el consumo de las ya existentes.
 - A menor edad, mayor es el gasto en crecimiento, con lo que el consumo de reservas aumenta y los recursos disponibles para la creación de reservas.
 - En conclusión, el mayor gasto de los jóvenes en el crecimiento se debería compensar con el mayor gasto reproductor de los más viejos, sin embargo, el gasto reproductor es mayor que el gasto en crecimiento somático, lo que quiere decir que las ostras jóvenes tienen tendencia a tener más reservas que las más viejas.

CAPÍTULO 11:

USO Y DISTRIBUCIÓN DE LOS RECURSOS EN ACONDICIONAMIENTO





En el uso y distribución de los recursos en el medio natural (Capítulo 10) se demostró que las tres vías de uso (reservas, reproducción y crecimiento) presentan una **estacionalidad** más o menos marcada. Esto quiere decir, que los usos y distribución de los recursos está influenciado por las condiciones ambientales. Pouvreau et al, (2006), demostraron que el crecimiento y reproducción de *C. gigas* están determinados por la temperatura y el fitoplancton (alimento). Se vio, también que en *C. gigas*, las altas temperaturas y el alimento escaso producen ausencia de puestas y bajo estatus energético (Delaporte et al, 2006). En condiciones muy favorables (2 picos de aumento de temperatura a 20° C y 2 picos de incremento de fotoperíodo) *C. gigas* aumenta el peso total y somático y longitud en un año (Fabioux et al, 2005).

En vieira (*Pecten maximus*) en condiciones de primavera, fotoperíodo largo (14- 16 horas de luz) y temperatura alta, para la región de estudio, (12,6 – 13,5° C), el 89% de la energía está dedicada a la gónada, y el 11% al músculo aductor y la glándula digestiva. Mientras que en condiciones de invierno, fotoperíodo corto (8,27- 8 horas de luz) y temperatura baja (12,6- 8° C), el 40% de la energía está destinada a la gónada, y el 60% al músculo aductor y la glándula digestiva (Saout y col, 1999).

Para estudiar el efecto de la **temperatura** y del **fotoperíodo** sobre el uso y distribución de los recursos se analizaron los 3 acondicionamientos realizados para ver el efecto de los factores ambientales sobre el ciclo reproductor.

11.1 Acondicionamiento 1

Se parte de animales del medio natural, recogidos el mes de diciembre, con desarrollo gonadal.

11.1.1 Medio natural

- Tejido de reserva

En el eje de ordenadas se representa la cantidad de células vesiculares, siendo 1: pocas, 2: medias y 3: muchas.

Células vesiculares

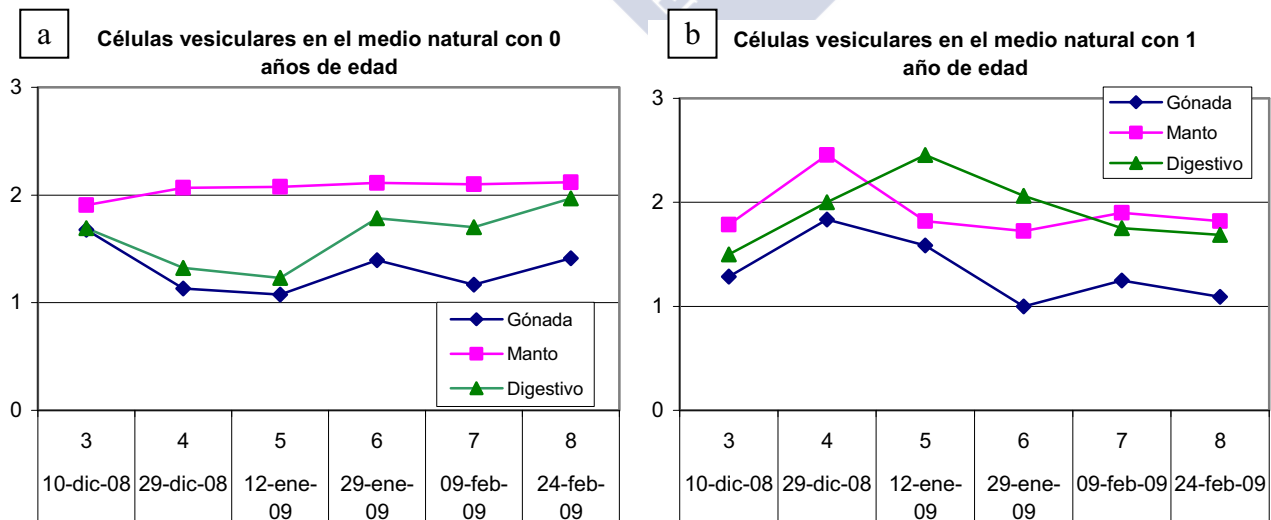


Fig. 11.1. Evolución de la cantidad de células vesiculares con 0 años (a) (población 08) y 1 año (b) (población 07) de edad en la gónada, manto y digestivo en el medio natural, durante el acondicionamiento.

En 0 años, las células vesiculares del manto se mantienen en una cantidad media, sin embargo, las de la gónada y el digestivo, se reducen a bajas, inicialmente, y luego se elevan lentamente a bajas-medias, siendo este ascenso, mayor en el digestivo (Fig. 11.1.a).

En 1 año de edad, las células vesiculares de las tres áreas fluctúan alrededor de una cantidad media (Fig. 11.1.b).

Nódulos de células vesiculares

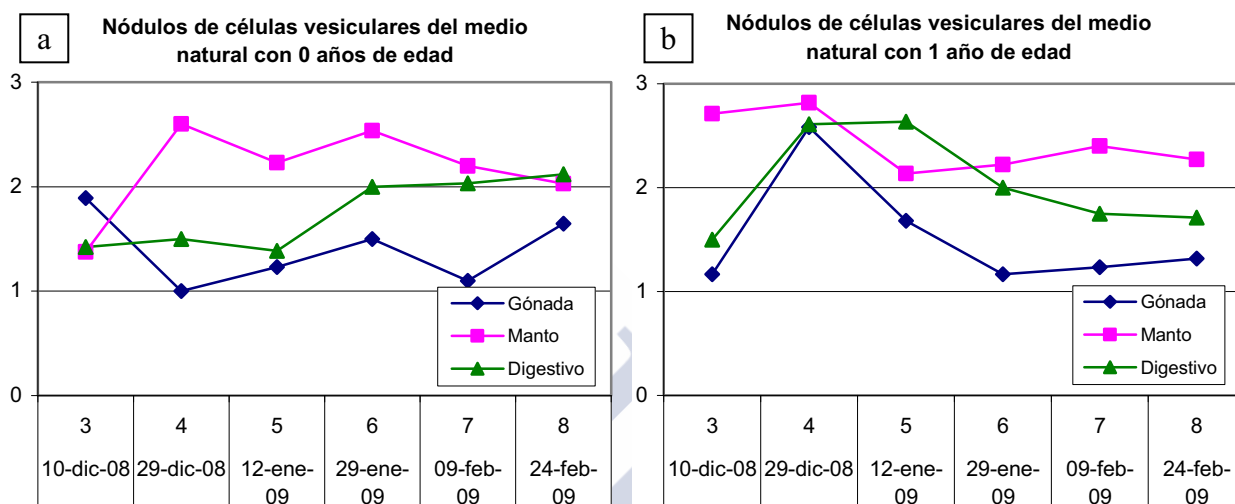


Fig. 11.2. Evolución de la cantidad de nódulos de células vesiculares con 0 años (a) (población 08) y 1 año (b) (población 07) de edad en la gónada, manto y digestivo en el medio natural.

En 0 años, la génesis de reservas en la gónada descende a bajas, inicialmente, y a continuación fluctúan entre medias-bajas y bajas (Fig. 11.2.a).

En 1 año, la creación de reservas, inicialmente, asciende a media-alta, para luego descender a media-baja, en la gónada y digestivo (Fig. 11.2.b).

- Gasto reproductor

En el eje de ordenadas se representa el tanto por uno de individuos estudiados.

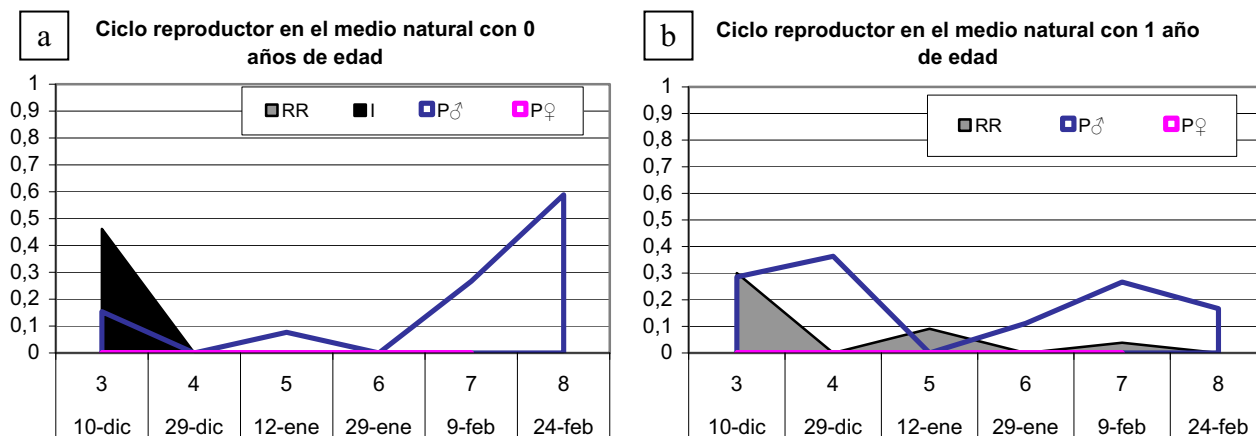


Fig. 11.3 Gasto reproductor con 0 años (a) y 1 año (b) de edad en el medio natural. RR: Estado de Reposo- Restauración; I: Indeterminados; P♂: Puestas macho; P♀: Puestas hembra.

Como ya se explicó en el ciclo natural (capítulo 8), el desarrollo gametogénico, independientemente de la edad, en invierno es bajo, aunque continúan produciéndose puestas macho, con lo que el gasto reproductor es relativamente bajo (Fig. 11.3)

- Crecimiento somático

Clase 0 años de edad

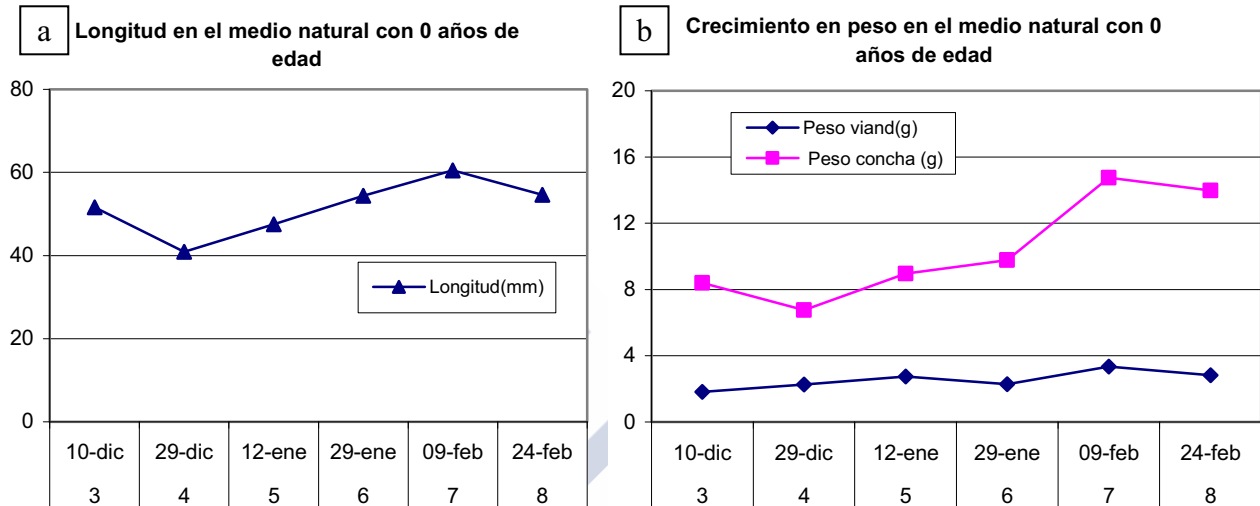


Fig. 11.4. Crecimiento de la población de 0 años de edad en longitud (mm) (a) y peso (g) (b), vianda y concha en fresco, en el medio natural.

Se produce un moderado crecimiento en longitud que se detiene al final del acondicionamiento (Fig. 11.4.a). Asimismo, en la mitad del acondicionamiento hay un incremento rápido de peso que se estabiliza en la segunda mitad del acondicionamiento. Este incremento de peso se debe principalmente a un incremento en el peso de la concha, ya que el aumento de peso de la vianda es muy bajo (Fig. 11.4.b).

Clase 1 año de edad

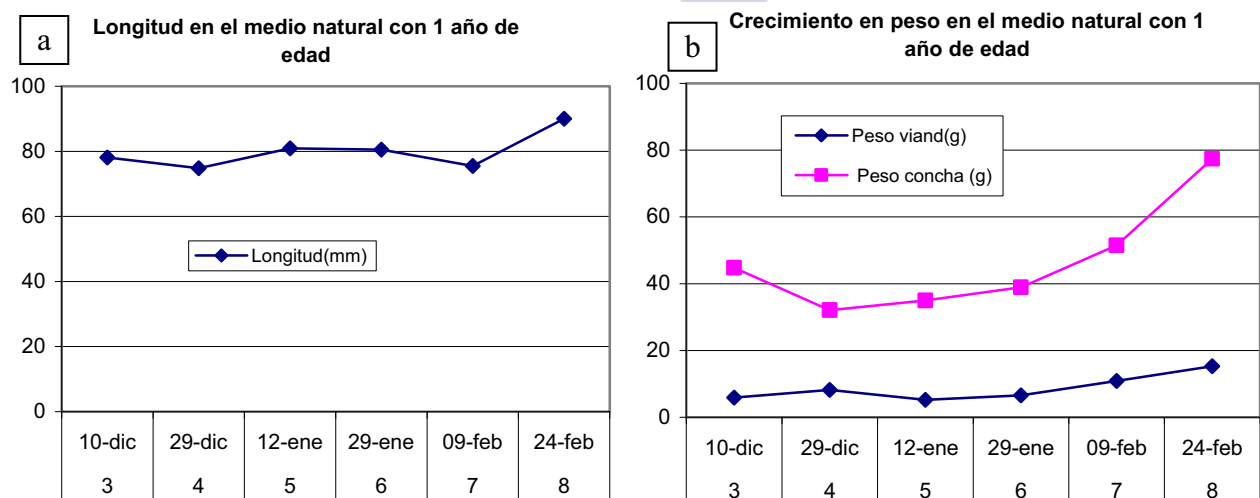


Fig. 11.5. Crecimiento de la población de 1 año de edad en longitud (mm) (a) y peso (g) (b), de la vianda y concha, en el medio natural.

Durante el acondicionamiento, en el medio natural, el crecimiento somático es escaso en la primera mitad del acondicionamiento, ya que todos los datos se mantienen estables; sin embargo a mediados- finales del mismo se incrementa el peso total y ligeramente la longitud. Este incremento en el peso total se debe principalmente a un incremento en el peso de la concha (Fig. 11.5).

El gasto en crecimiento somático es escaso en la primera mitad del acondicionamiento, y aumenta considerablemente en la segunda mitad.

11.1.2 Temperatura baja y fotoperiodo corto

- Tejido de reserva

En el eje de ordenadas se representa la cantidad de células vesiculares, siendo 1: pocas, 2: medias y 3: muchas.

Células vesiculares

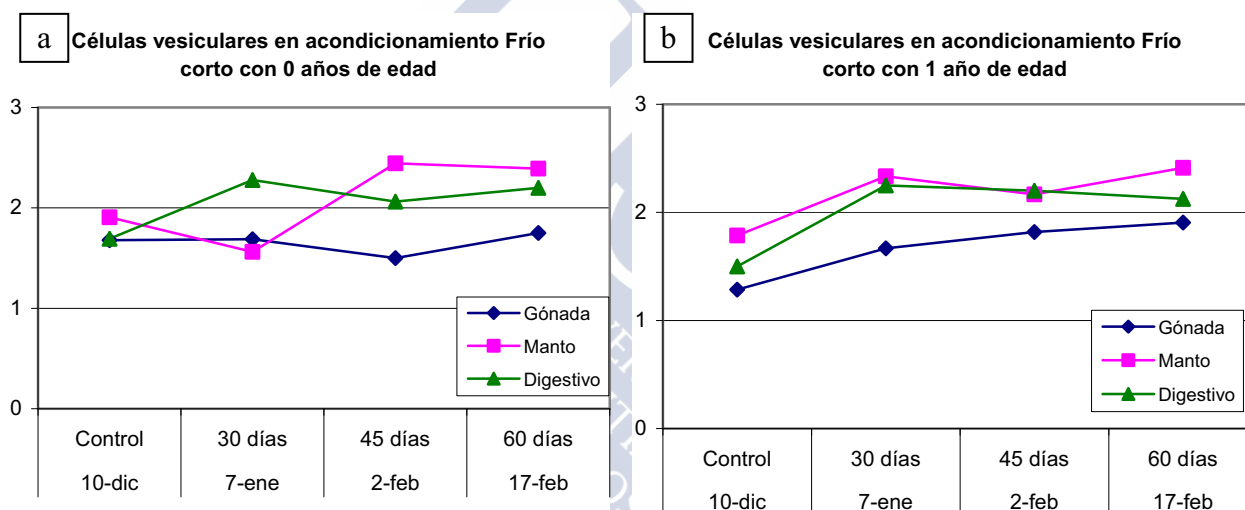


Fig. 11.6. Evolución de la cantidad de células vesiculares con 0 años (a) (población 08) y 1 año (b) (población 07) de edad en la gónada, manto y digestivo en condiciones de baja temperatura (frío) y fotoperiodo corto.

Independientemente de la edad y el área somática, la cantidad de células vesiculares es mayor que en el medio natural (Fig. 11.6). En el manto, con 0 años, en frío corto fluctúan, inicialmente se reducen y luego se incrementan (Fig. 11.6.a), mientras que en el medio natural se mantienen estables (Fig. 11.2.a).

Nódulos de células vesiculares

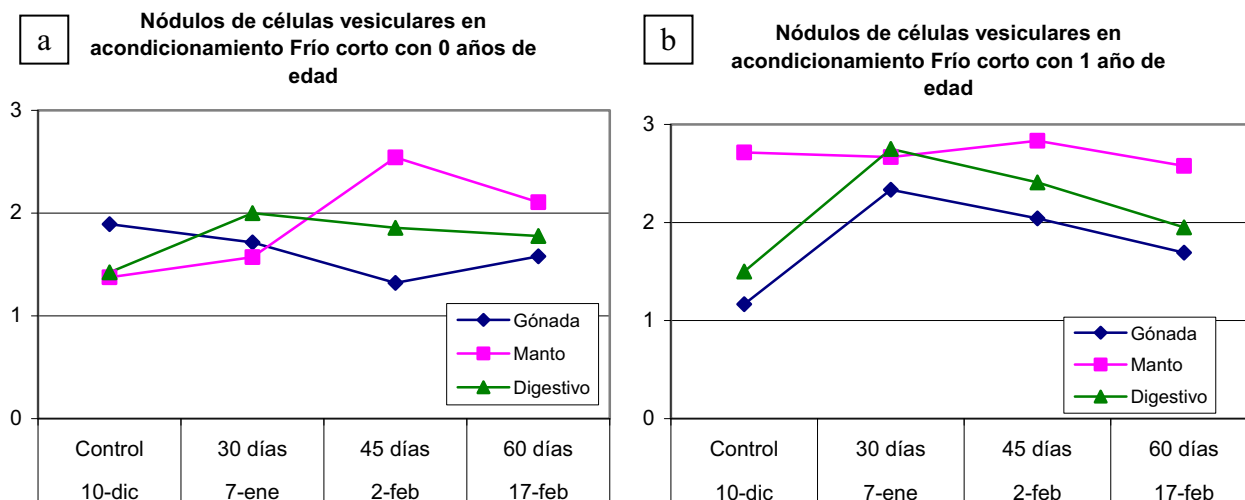


Fig. 11.7. Evolución de la cantidad de nódulos de células vesiculares con 0 años (a) (población 08) y 1 año (b) (población 07) de edad en la gónada, manto y digestivo en condiciones de baja temperatura (frío) y fotoperiodo corto.

Independientemente de la edad y la región somática, la generación de reservas es mayor (Fig. 11.7) que en el medio natural (Fig. 11.3). Al igual que las vesiculares, los nódulos de vesiculares siguen el mismo patrón de comportamiento que el medio natural, pero en mayor cantidad.

Este acondicionamiento reproduce los factores ambientales del medio natural (Fig. 11.2), con lo que el incremento, tanto en la cantidad de reservas como de generación de las mismas se debe al suministro de alimento “ad libitum”.

- Gasto reproductor

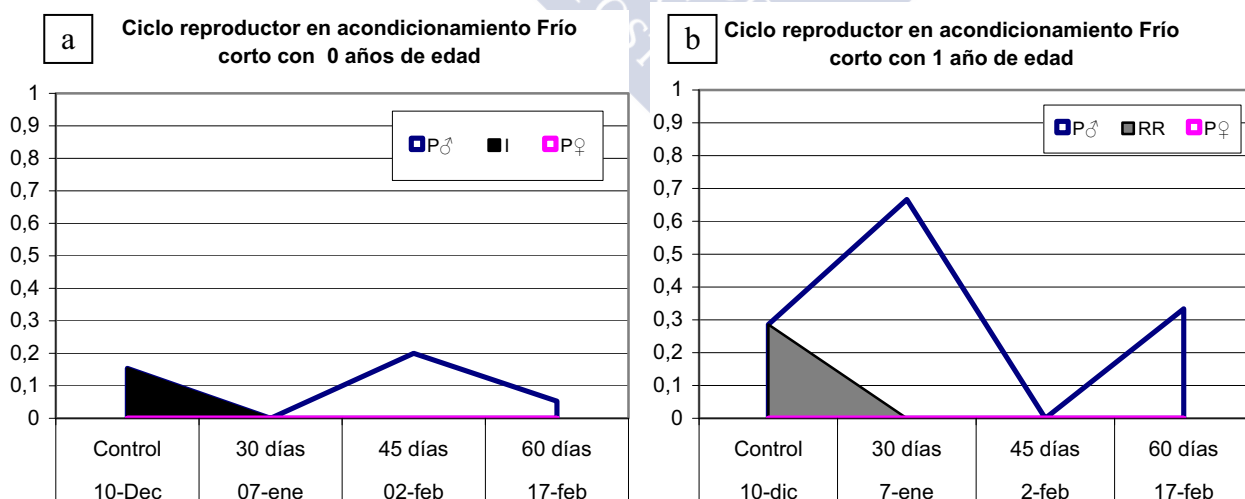


Fig. 11.8 Gasto reproductor con 0 años (a) y 1 año (b) de edad en condiciones de temperatura baja (frío) y fotoperiodo corto. I: Indeterminado; RR: Estado de Reposo-Restauración; P♂: Puestas macho; P♀: Puestas hembra.

Como ya se vio en los acondicionamientos (capítulo 9), en condiciones desfavorables el desarrollo gametogénico está ralentizado, con lo que el gasto reproductivo es escaso (Fig. 11.8). De todas maneras se puede ver que las ostras de 1 año de edad tienen mayor gasto reproductor que las de 0 años, ya que las puesta macho son más intensas (Fig. 11.8)

- Crecimiento somático

Clase 0 años de edad

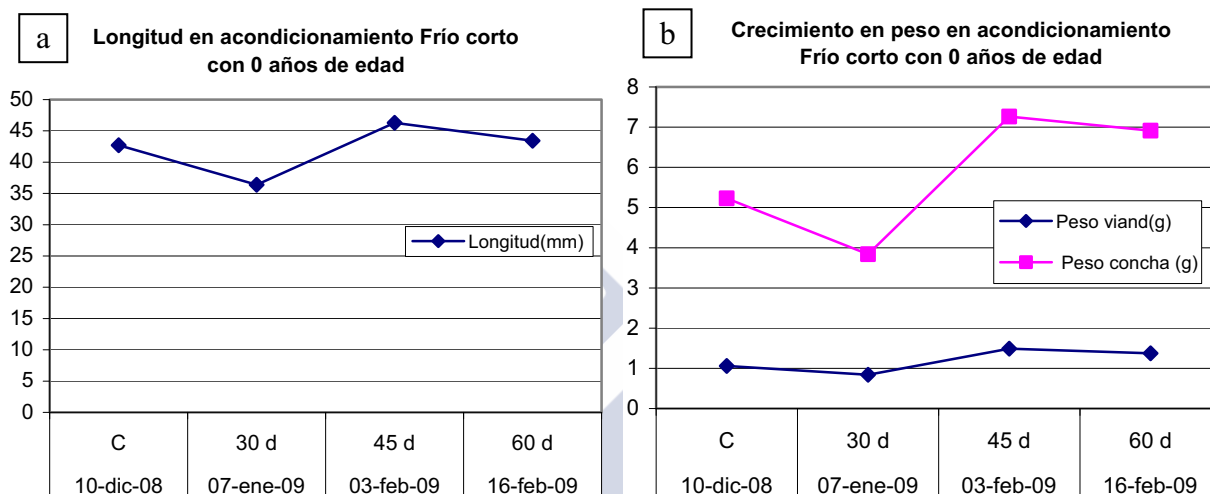


Fig. 11.9. Crecimiento de la población de 0 años de edad en longitud (mm) (a) y peso (g) (b) en condiciones de temperatura baja (frío) y fotoperiodo corto.

A 0 años de edad el gasto de recursos en crecimiento es similar al del medio natural (Fig. 11.4), ya que el incremento en longitud y peso es similar (Fig. 11.9).

Clase 1 año de edad

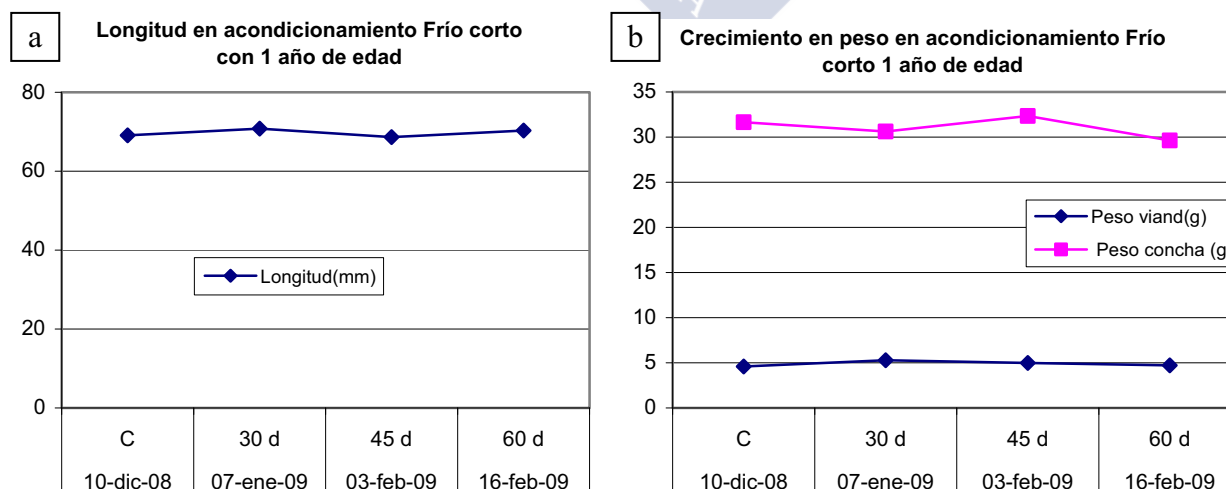


Fig. 11.10. Crecimiento de la población de 1 año de edad en longitud (mm) (a) y peso (g) (b) en condiciones de temperatura baja (frío) y fotoperiodo corto.

A 1 año de edad el gasto en crecimiento es menor que en el medio natural (Fig. 11.5), ya que no se produce un incremento significativo en la longitud y el peso (Fig. 11.10).

11.1.3 Temperatura alta y fotoperiodo largo

- Tejido de reserva

En el eje de ordenadas se representa la cantidad de células vesiculares, siendo 1: pocas, 2: medias y 3: muchas.

Células vesiculares

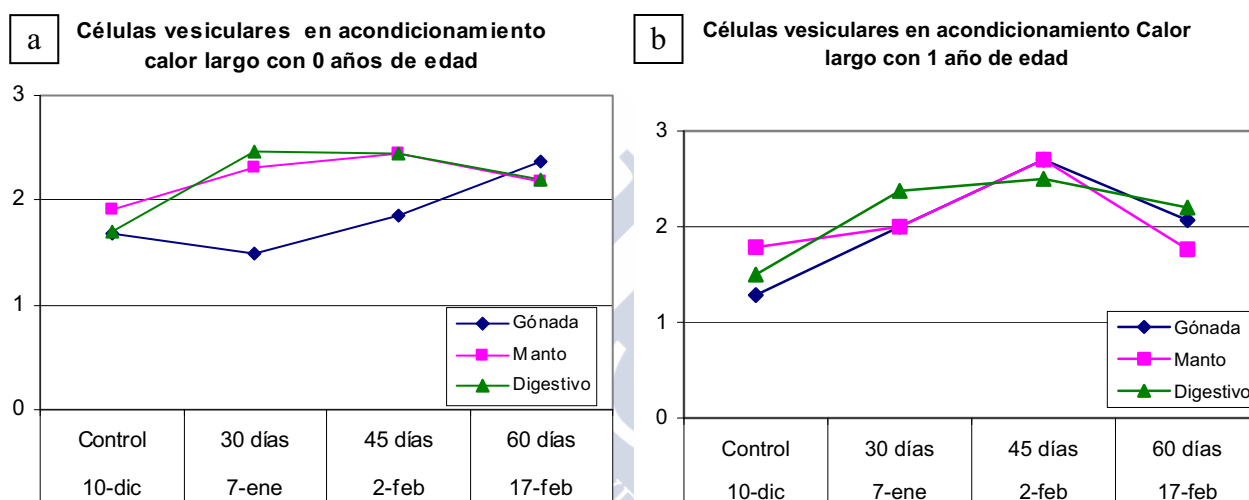


Fig. 11.11. Evolución de la cantidad de células vesiculares con 0 años (a) (población 08) y 1 año (b) (población 07) de edad en la gónada, manto y digestivo en condiciones de alta temperatura (calor) y fotoperiodo largo.

La cantidad de reservas en la gónada y el digestivo es mayor en condiciones de verano y alimentación ad libitum (Fig. 11.11) que en el medio natural. Mientras que en el medio natural se mantienen más o menos estables (Fig. 11.1), en condiciones favorables, tanto ambientales como de alimentación, adquieren una tendencia ascendente, que decrece ligeramente al final del acondicionamiento.

En 0 años partimos de una cantidad de vesiculares más alta que en un año de edad. Ascende más rápido al inicio y se mantiene media-alta más tiempo.

Nódulos de células vesiculares

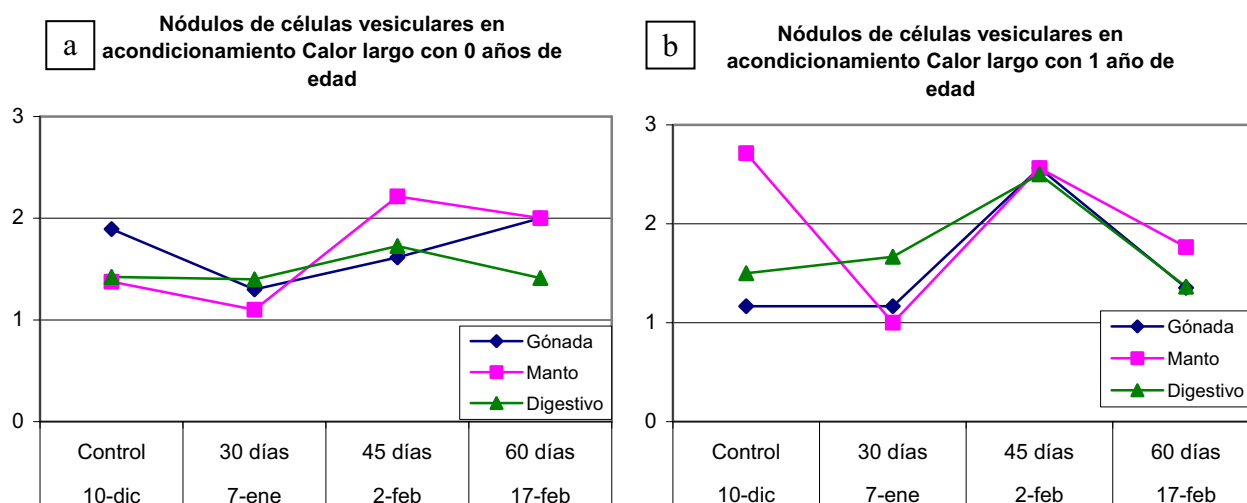


Fig. 11.12. Evolución de la cantidad de nódulos de células vesiculares con 0 años (a) (población 08) y 1 año (b) (población 07) de edad en la gónada, manto y digestivo en condiciones de alta temperatura y fotoperiodo largo.

La generación de reservas, en gónada es mayor en condiciones favorables (Fig. 11.12), que en el medio natural (Fig. 11.2), en ambas edades. En el manto es ligeramente menor con un importante pico de descenso a los 30 días de acondicionamiento en 1 año de edad. En el manto se mantiene similar al medio natural.

En condiciones ambientales y de alimentación, favorables, independientemente de la edad, la cantidad de reservas es mayor (Fig. 11.12) que en el medio natural (Fig. 11.2), y con tendencia inicial ascendente con una ligera reducción al final. Esto quiere decir que, en un principio, la génesis de reservas es mayor que el consumo de las mismas. Posteriormente, se produce un desequilibrio inverso, es decir, hay más consumo que generación, con lo que las reservas se reducen.

- Gasto reproductor

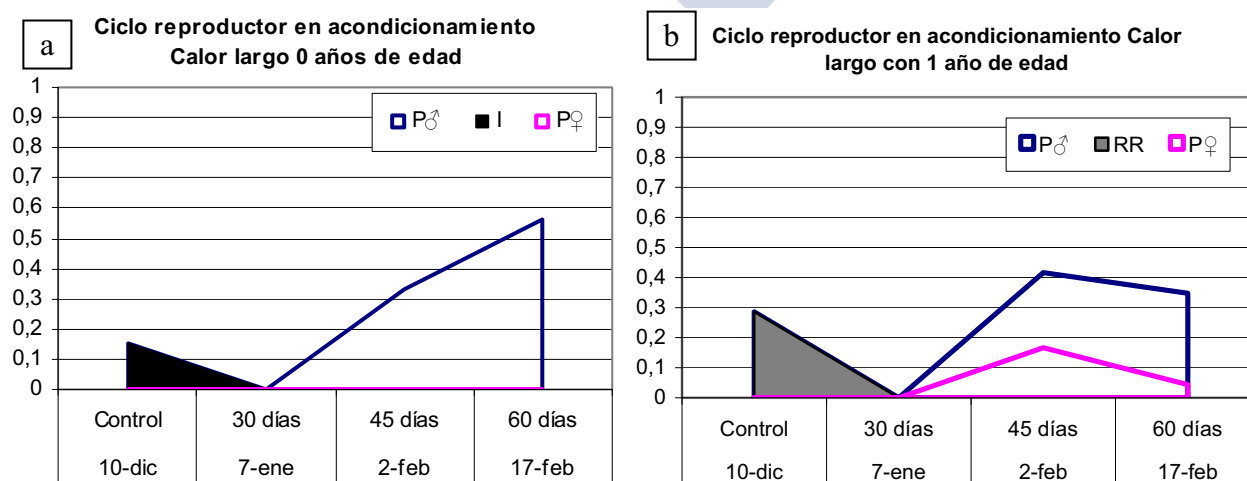


Fig. 11.13. Gasto reproductor con 0 años (a) y 1 año (b) de edad en condiciones de temperatura alta (calor) y fotoperiodo largo. I: Indeterminado; RR: Estado de Reposo-Restauración; P♂: Puestas macho; P♀: Puestas hembra.

Como ya se explicó en los acondicionamientos (capítulo 9), en condiciones favorables, el desarrollo gametogénico está estimulado, con lo que el gasto reproductor es alto, tanto a 0 años como a 1 año (Fig. 11.13).

- Crecimiento somático

Clase 0 años de edad

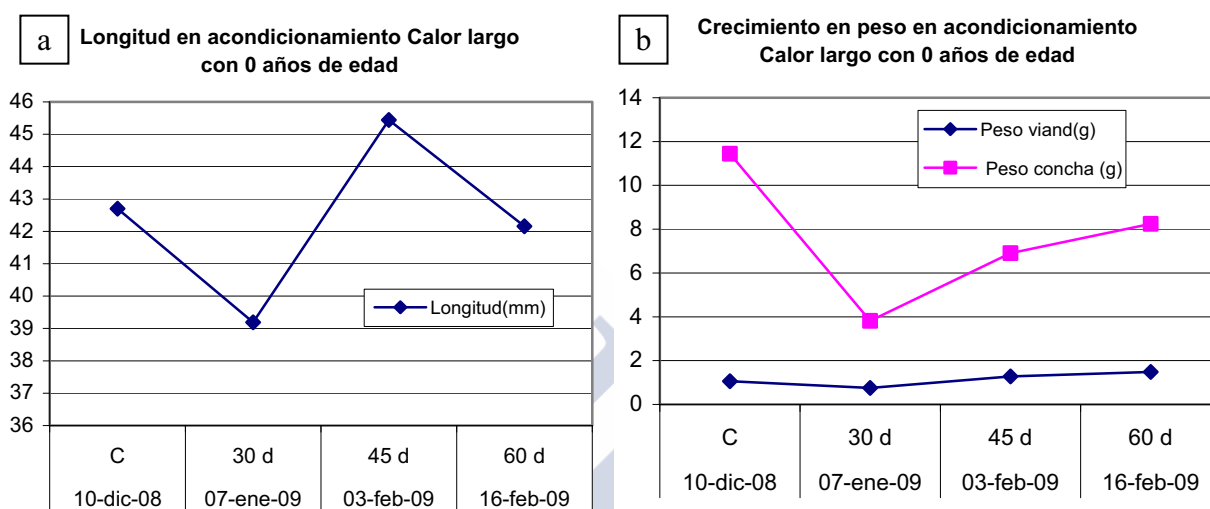


Fig. 11.14. Crecimiento de la población de 0 años de edad en longitud (mm) (a) y peso (g) (b) en condiciones de temperatura alta (calor) y fotoperiodo largo. C: control; d: días.

La población de 0 años de edad tiene, aproximadamente el mismo gasto en crecimiento acondicionado con calor y fotoperiodo largo (Fig. 11.14) que en el medio natural (Fig. 11.4), ya que la longitud se incrementa ligeramente a finales del muestreo, al igual que el peso.

Clase 1 año de edad

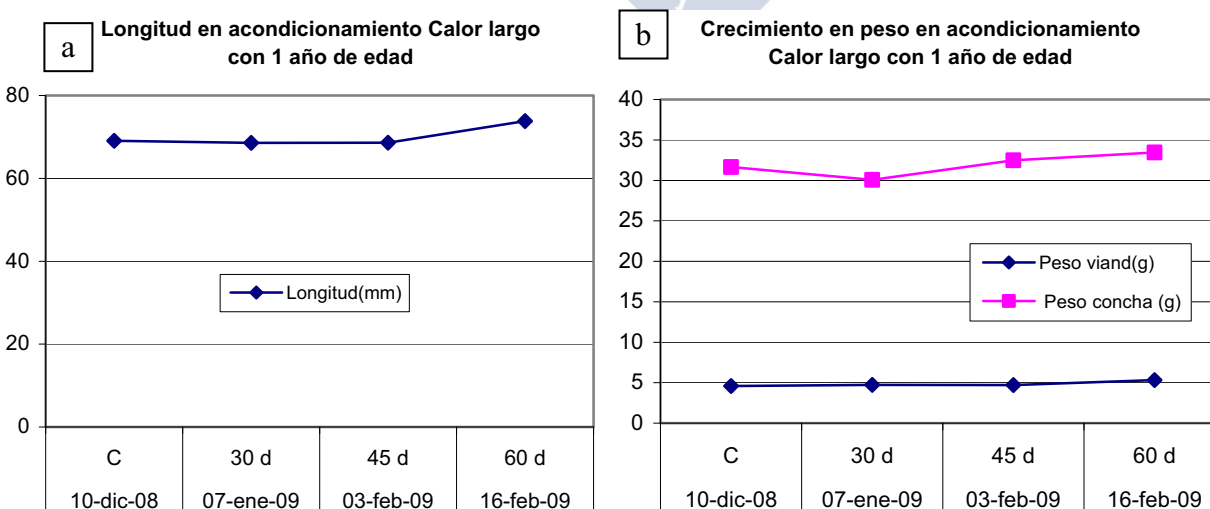


Fig. 11.15. Crecimiento de la población de 1 año de edad en longitud (mm) (a) y peso (g) (b) en condiciones de temperatura alta (calor) y fotoperiodo largo. C: control; d: días.

En los individuos de 1 año tiene un crecimiento un inferior (Fig. 11.15) al medio natural (Fig. 11.5), ya que el incremento en peso total y peso de la concha es menor.

11.1.4 Temperatura baja y fotoperiodo largo

- Tejido de reserva

En el eje de ordenadas se representa la cantidad de células vesiculares, siendo 1: pocas, 2: medias y 3: muchas.

Células vesiculares

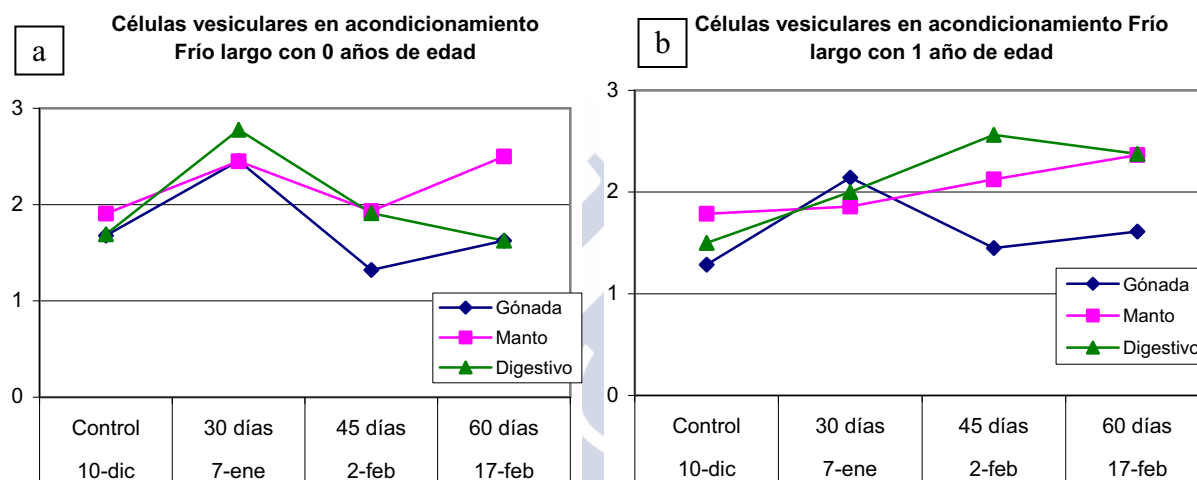


Fig. 11.16. Evolución de la cantidad de células vesiculares con 0 años (a) (población 08) y 1 año (b) (población 07) de edad en la gónada, manto y digestivo en condiciones de baja temperatura (frío) y fotoperiodo largo.

En 0 años de edad las reservas de la gónada y el digestivo se incrementan inicialmente (Fig. 11.16.a), mientras que, el medio natural (Fig. 11.1.a), descienden. A continuación se reducen y se aproximan al medio natural, siendo, en el manto ligeramente superior.

En 1 año de edad, las reservas se comportan de un modo similar al medio natural (Fig. 11.1.b), siendo ligeramente más altas (Fig. 11.16.b).

Nódulos de células vesiculares

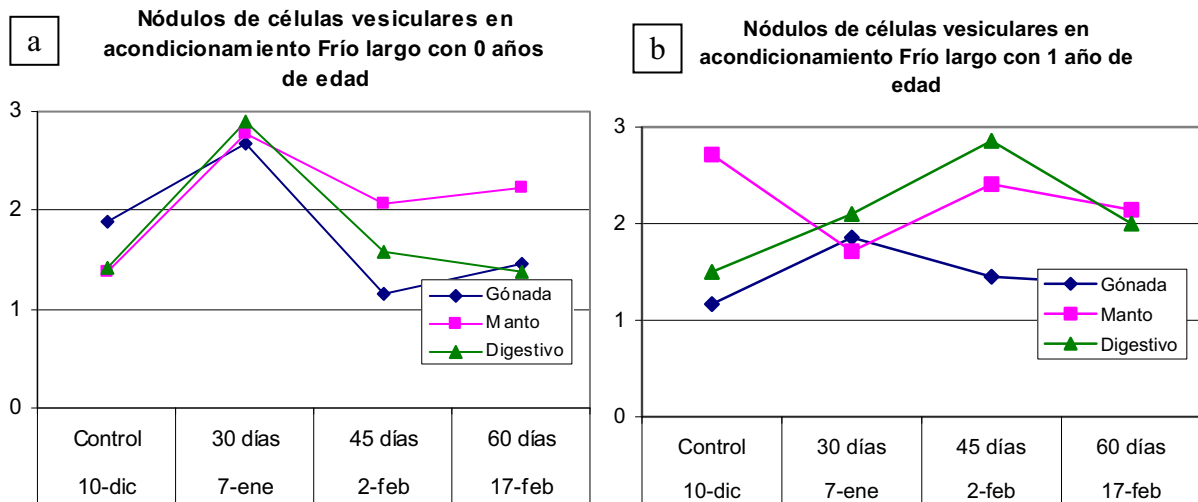


Fig. 11.17. Evolución de la cantidad de nódulos de células vesiculares con 0 años (a) (población 08) y 1 año (b) (población 07) de edad en la gónada, manto y digestivo en condiciones de baja temperatura (frío) y fotoperiodo largo.

En 0 años de edad, en todas las áreas somáticas, se produce un incremento en la generación de reservas (Fig. 11.17.a), inicialmente, mientras que en el medio natural (Fig. 11.2.a), la génesis de reservas, en la gónada y el digestivo, se mantienen bajas. A continuación la cantidad de nódulos se reduce y se parece al medio natural, siendo ligeramente superior.

En 1 año, la evolución de la creación de reservas es similar al medio natural (Fig. 11.17.b y 11.2.b), aunque ligeramente superior. En el inicio, la cantidad de nódulos es menor que en el medio natural; sin embargo, a continuación se elevan y superan al medio natural.

Resumen del efecto de las condiciones Frío largo en el tejido de reserva

En condiciones de **fotoperiodo largo, temperatura baja y alimento ad libitum**, hay diferencias entre las dos clases de edad. Mientras que 1 año de edad se asemeja al medio natural, tanto en cantidad de vesiculares, como en nódulos, siendo ligeramente mayor que en el medio natural, en **0 años**, se produce un **incremento inicial**, tanto de **vesiculares** como de **nódulos** y luego se asemeja al medio natural, siendo ligeramente superior.

Esto quiere decir, que en **1 año**, la cantidad de reservas consumidas es similar, ligeramente inferior, al medio natural, ya que las vesiculares evolucionan de un modo similar al medio natural.

Los recursos destinados a generar reservas son similares al medio natural, ya que la cantidad de nódulos presentes se aproximan al medio natural.

En 0 años de edad, inicialmente, la génesis de reservas es mayor que en el medio natural, es decir, se dedican más recursos a generar reservas. Y las reservas también son mayores, lo que significa que la génesis es mayor que el gasto. A partir de los 30 días, los recursos destinados a generar reservas son similares al medio natural, al igual que el consumo de reservas.

- Gasto reproductor

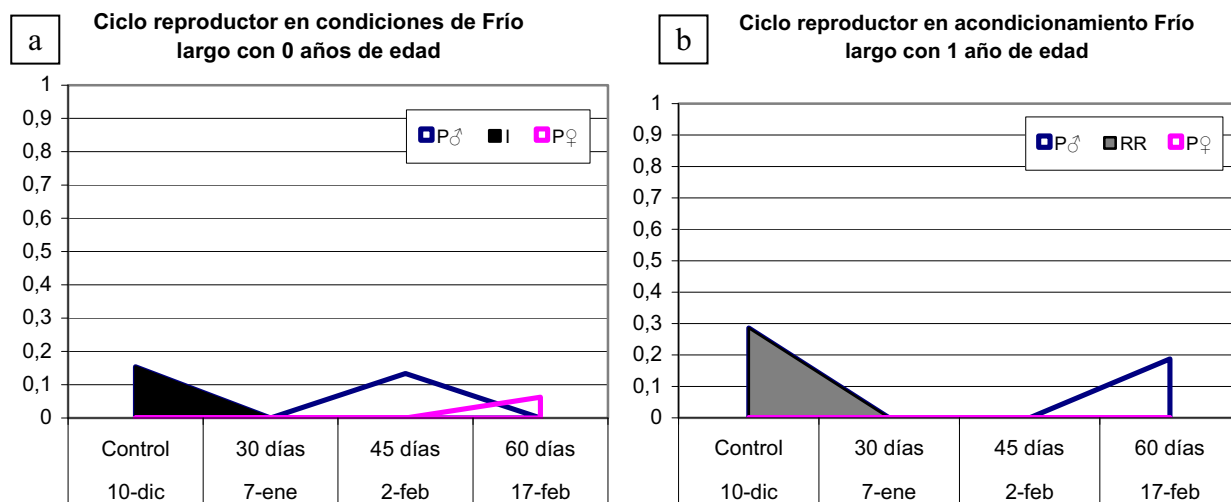


Fig. 11.18. Gasto reproductor con 0 años (a) y 1 año (b) de edad en condiciones de temperatura baja (frío) y fotoperiodo largo. I: Indeterminado; RR: Estado de Reposo-Restauración; P♂: Puestas macho; P♀: Puestas hembra.

Como ya se vio en los acondicionamientos (capítulo 9), el desarrollo gametogénico, en ambas clases de edad, en estas condiciones es medio, ya que aunque la primera etapa de desarrollo de las series gametogénicas está estimulado, la segunda está ralentizada (Fig. 11.18).

- Crecimiento somático

Clase 0 años de edad

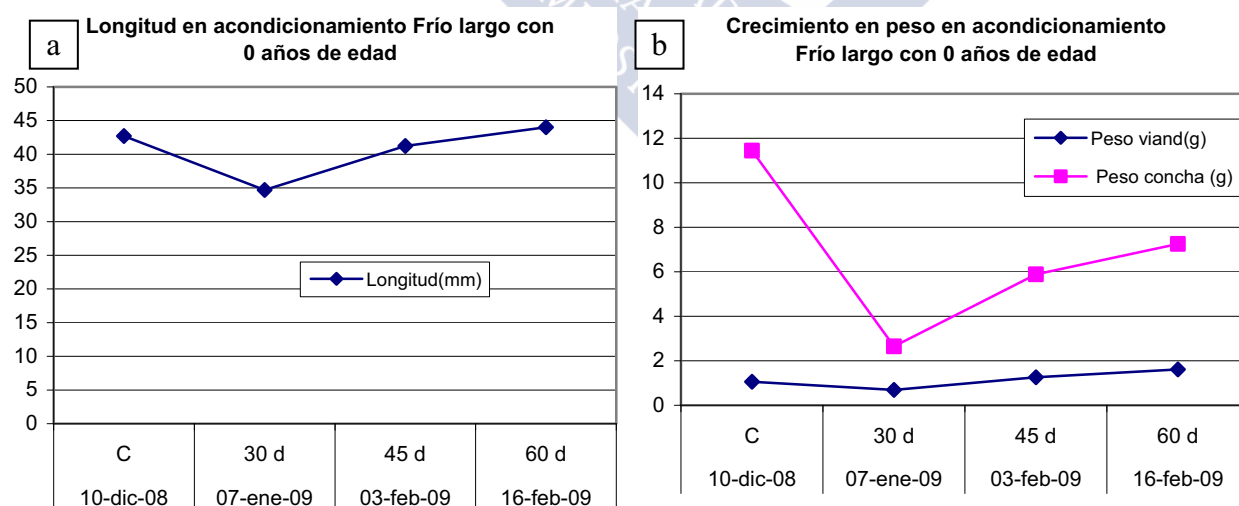


Fig. 11.19. Crecimiento de la población de 0 años de edad en longitud (mm) (a) y peso (g) (b) en condiciones de temperatura baja (frío) y fotoperiodo largo. C: control; d: días.

La clase de edad 0 años acondicionada a baja temperatura y fotoperiodo largo tiene un gasto en crecimiento somático similar al medio natural (Fig. 11.4), ya que el incremento en longitud y peso es muy similar en acondicionamiento (Fig. 11.19) y en medio natural.

Clase 1 año de edad

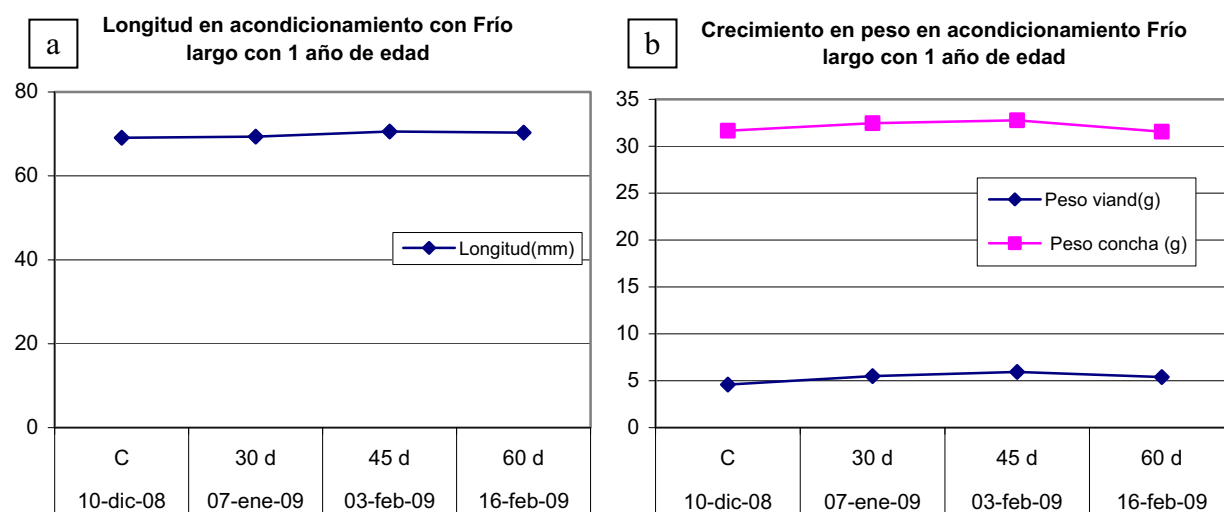


Fig. 11.20. Crecimiento de la población de 1 año de edad en longitud (mm) (a) y peso (b) en condiciones de temperatura baja (frío) y fotoperiodo largo.

Sin embargo, en la clase de edad 1 año, el gasto en crecimiento es menor, ya que el aumento de la longitud no es significativo, al igual que pasa con el peso total (Fig. 11.20).

11.1.5 Temperatura alta y fotoperiodo corto

- Tejido de reserva

En el eje de ordenadas se representa la cantidad de células vesiculares, siendo 1: pocas, 2: medias y 3: muchas.

Células vesiculares

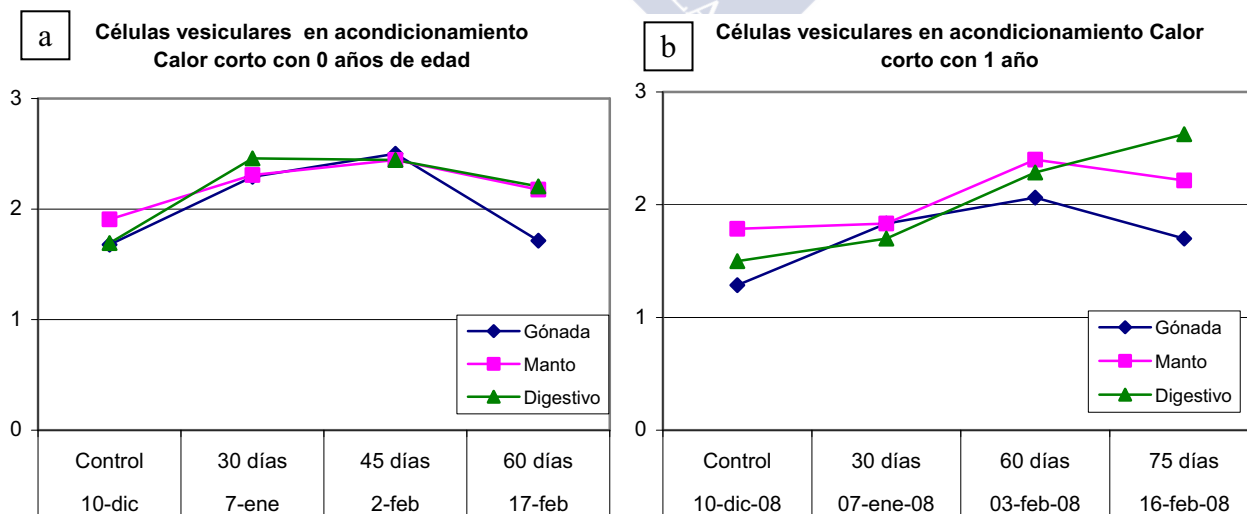


Fig. 11.21. Evolución de la cantidad de células vesiculares con 0 años (a) (población 08) y 1 año (b) (población 07) de edad en la gónada, manto y digestivo en condiciones de alta temperatura (calor) y fotoperiodo corto.

La evolución de las reservas, tanto de 0 años como de 1 año, en condiciones de fotoperiodo corto, temperatura alta y alimentación ad libitum (Fig. 11.21), es igual a las condiciones de fotoperiodo largo, temperatura alta y alimentación ad libitum (Fig. 11.11). Es decir, la variación del fotoperiodo, con temperatura alta, no influye en la cantidad de reservas.

Nódulos de células vesiculares

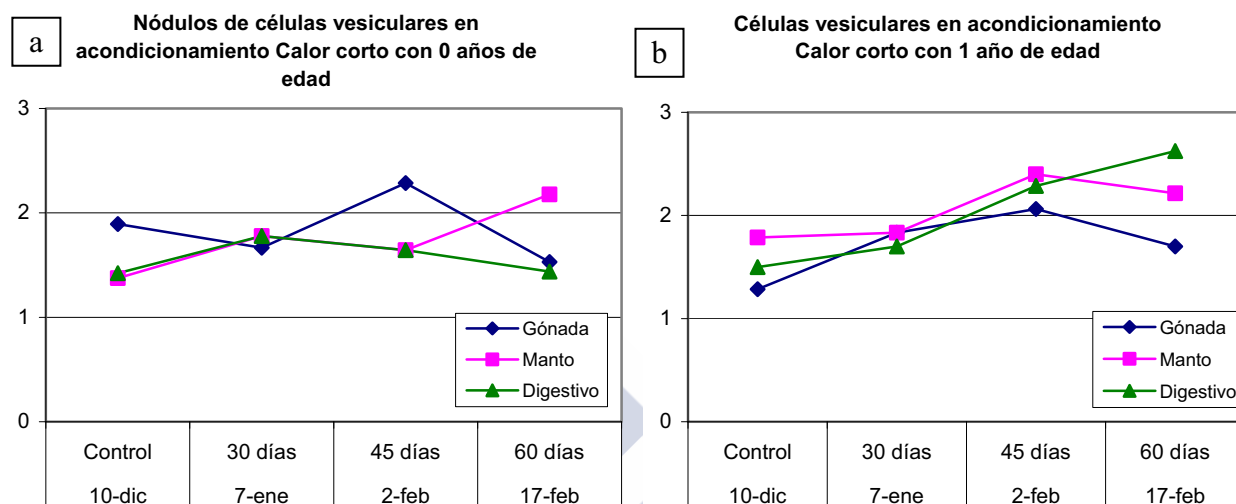


Fig. 11.22. Evolución de la cantidad de nódulos de células vesiculares con 0 años (a) (población 08) y 1 año (b) (población 07) de edad en la gónada, manto y digestivo en condiciones de alta temperatura (calor) y fotoperiodo corto.

Al igual que ocurre con las vesiculares, la génesis de reservas con fotoperiodo corto, temperatura alta y alimentación ad libitum (Fig. 11.22), es igual que en condiciones de fotoperiodo largo, temperatura alta y alimentación ad libitum (Fig. 11.12). Esto quiere decir que la variación del fotoperiodo, con temperatura alta, no influye en la generación de reservas.

Resumen del efecto de las condiciones Calor corto en el tejido de reserva

En condiciones de fotoperiodo corto, temperatura alta y alimento “ad libitum”, los individuos se comportan del mismo modo que en condiciones favorables. Tienen una tendencia inicial ascendente con una ligera reducción al final. Es decir, en un principio, la génesis de reservas es mayor que el consumo de las mismas y posteriormente hay más consumo que generación, con lo que las reservas se reducen.

La generación de reservas en la gónada es mayor que en el medio natural. Una mayor génesis de reservas en la gónada explica una mayor cantidad de reservas en la gónada.

En el resto de áreas somáticas, es similar al medio natural, esto quiere decir que el incremento de reservas en estas áreas se debe a un menor consumo.

- Gasto reproductor

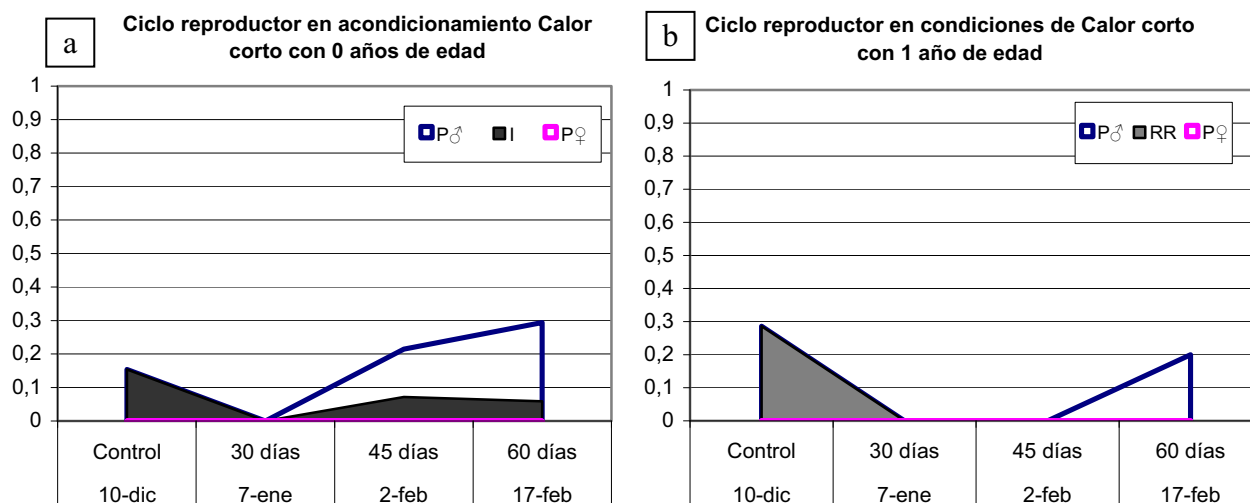


Fig. 11.23. Gasto reproductor con 0 años (a) y 1 año (b) de edad en condiciones de temperatura alta (calor) y fotoperiodo corto. I: Indeterminado; RR: Estado de Reposo-Restauración; P♂: Puestas macho; P♀: Puestas hembra.

Como ya se explicó en los acondicionamientos (capítulo 9), en condiciones de fotoperiodo corto y temperatura alta, el desarrollo gametogénico es medio, ya que la primera etapa de desarrollo está ralentizada, mientras que la segunda está estimulada (Fig. 11.23).

- Crecimiento somático

Clase 0 años de edad

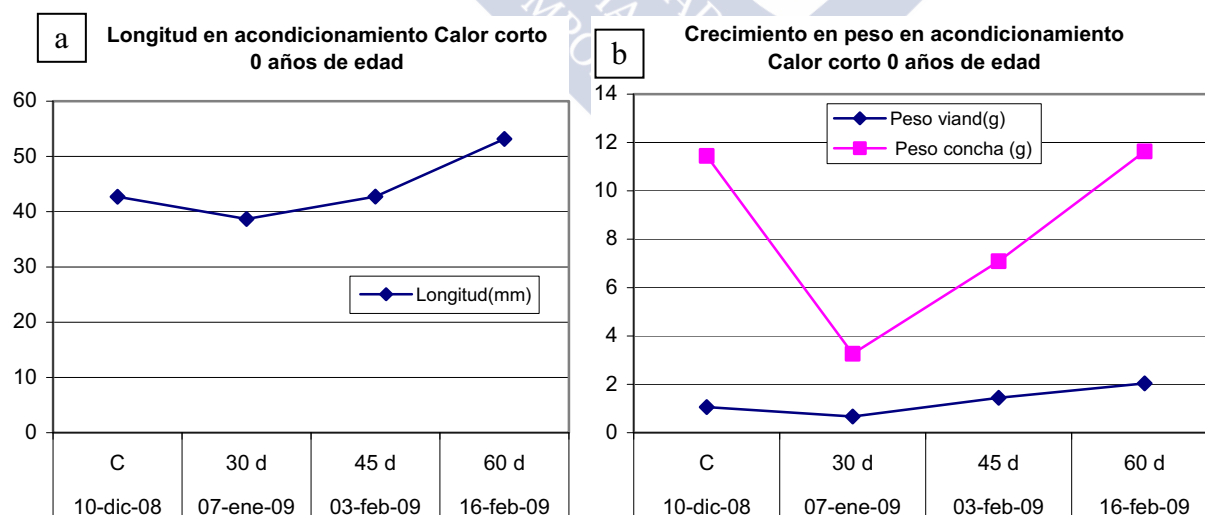


Fig. 11.24. Crecimiento de la población de 0 años de edad en longitud (mm) (a) y peso (g) (b) en condiciones de temperatura alta (calor) y fotoperiodo corto. C: Control; d: días.

Los animales acondicionados a alta temperatura y fotoperiodo corto (Fig. 11.24) tienen un gasto en crecimiento similar al del medio natural (Fig. 11.4), ya que el incremento de la longitud y del peso se compara con el del medio natural.

- Clase 1 año de edad

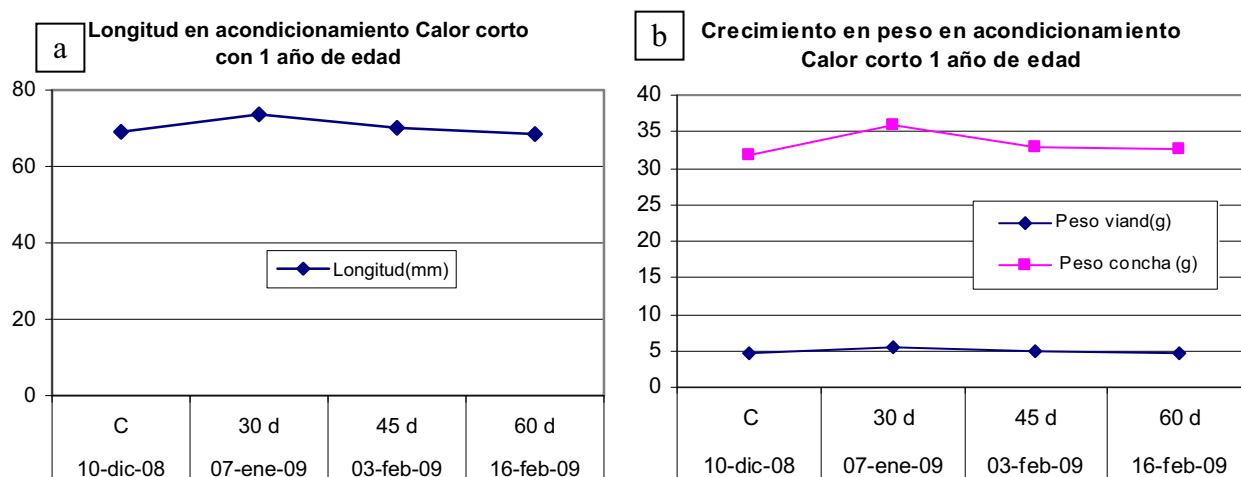


Fig. 11.25. Crecimiento de la población de 1 año de edad en longitud (mm) (a) y peso (g) (b) en condiciones de temperatura alta (calor) y fotoperiodo corto. C: control; d: días.

Por otro lado, el gasto en crecimiento de los individuos de 1 año de edad es menor que en el medio natural (Fig. 11.5), ya que casi no hay incremento en la longitud y en el peso (Fig. 11.25).

11.1.6 Resumen de los efectos del Acondicionamiento 1 sobre el uso y la distribución de los recursos:

<u>Población 08</u> <u>0 años</u>	Frío corto	Calor largo	Frío largo	Calor corto
Reservas	~	~	~+	~+
Reproducción	-	+	~	~
Crecimiento	+	+	+	+

Fig. 11.26. Tabla resumen del efecto de la temperatura y el fotoperiodo en el gasto energético de la población 08. ~: Gasto medio; ~+: Gasto medio-alto; -: Gasto bajo; +: Gasto alto.

<u>Población 07</u> <u>1 año</u>	Frío corto	Calor largo	Frío largo	Calor corto
Reservas	~	~	~+	~
Reproducción	-	+	~	~
Crecimiento	0	~	0	0

Fig. 11.27. Tabla resumen del efecto de la temperatura y el fotoperiodo en el gasto energético de la población 07. ~: Gasto medio; ~+: Gasto medio-alto; -: Gasto bajo; +: Gasto alto.

Como ya se vio en el ciclo natural (capítulo 8), el **gasto reproductor**, independientemente de la edad, varía con las condiciones ambientales:

- La **temperatura alta** aumenta el gasto reproductor.
- El **fotoperiodo largo** incrementa el gasto reproductor.
- La **temperatura baja** reduce el gasto reproductor.
- El **fotoperiodo corto** reduce el gasto reproductor.

El **crecimiento somático** depende de la edad:

- Con **0 años de edad** el crecimiento es alto, **independientemente** de las condiciones ambientales.
- En **un año de edad**, hay más crecimiento en condiciones favorables de temperatura y fotoperiodo. Esto nos lleva a que las condiciones combinadas de **alta temperatura y fotoperiodo largo** pueden favorecer el crecimiento somático.

No se observa una variación significativa de las reservas en las distintas condiciones, esto nos indica que las **reservas**, en condiciones “**ad libitum**” de alimento, son **independientes** de las **condiciones medioambientales**.

La cantidad de reservas depende indirectamente de los factores ambientales, ya que unos factores **ambientales favorables incrementan el gasto reproductivo**, y por lo tanto el consumo de reservas, y viceversa con los factores desfavorables. El descenso más o menos brusco de la cantidad de reservas depende de la disponibilidad de reservas. De este modo, se observa una relación directa entre el ciclo reproductor y las reservas.

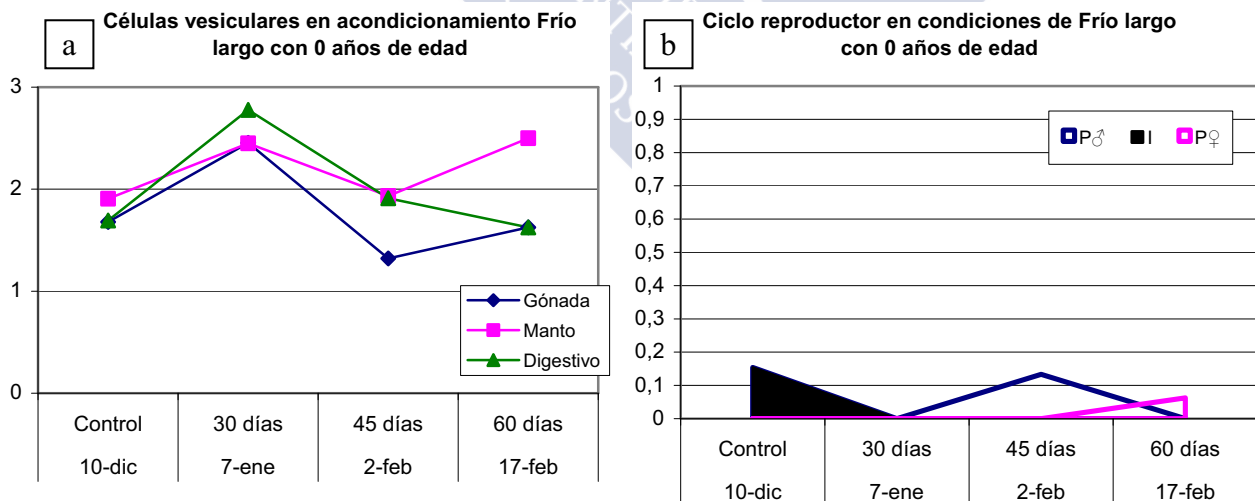


Fig. 11.28. a. Evolución de la cantidad de células vesiculares con 0 años de edad (población 08) en condiciones de baja temperatura (frío) y fotoperiodo largo. b. Gasto reproductor con 0 años de edad en condiciones de temperatura baja (frío) y fotoperiodo largo. I: Indeterminado; P♂: Puestas macho; P♀: Puestas hembra.

En *Ostrea edulis*, no es preciso que los **recursos** se transformen en **reservas**, para luego ser utilizados en la reproducción, sino que los recursos disponibles se reparten entre las tres vías.

En condiciones de temperatura alta, al variar el **fotoperiodo**, la cantidad de reservas y su génesis sigue exactamente el mismo patrón. Esto quiere decir que cuando el fotoperiodo cambia, en temperatura de 18°C, no tiene efecto sobre las **reservas**.

Desglosando las reservas tenemos lo siguiente:

		Frío corto		Calor largo		Frío largo		Calor corto	
		0 años	1 año	0 años	1 año	0 años	1 año	0 años	1 año
Reservas	Células vesiculares	~	~	~+	~	~+	~	~+	~
	Nódulos de células vesiculares	~	~	~	~/~- /~+	~/~-/+	~	~	~/~-/+
Gasto reproductor		-	-	+	+	~	~	~	~
Gasto en crecimiento somático		+	0	+	~	+	0	+	0

Fig. 11. 29. Tabla resumen del efecto de la temperatura, el fotoperiodo y la edad sobre el gasto energético. ~: Gasto medio; ~+: Gasto medio-alto; ~-: Gato medio-bajo; -: Gasto bajo; +: Gasto alto.

La **cantidad** de **reservas** es similar en todas las condiciones y a todas las edades, eso quiere decir que el balance de génesis y consumo es **independiente** de las condiciones ambientales y la edad.

La **génesis** de reservas es similar en todas las condiciones y a todas las edades, eso quiere decir que la formación de reservas es **independiente** de los factores ambientales y la edad.

Como conclusión, la cantidad de **reservas**, y el balance de esta (consumo y génesis) depende de la **cantidad de alimento**, y es independiente de las condiciones ambientales y la edad.

Resumiendo, los recursos disponibles se distribuyen entre:

- **Crecimiento:** Dependiente de la **edad**. Los individuos de 0 años utilizan más recursos en el crecimiento somático que los individuos de más edad.
- **Reproducción:** Dependiente de las **condiciones ambientales**. En condiciones favorables combinadas de temperatura y fotoperiodo el gasto es mayor, en condiciones desfavorables el gasto es menor y en condiciones desacopladas el gasto es medio.

En este experimento se vio que el efecto de la temperatura y el fotoperiodo sobre la distribución de los recursos son similares.

- **Reserva:** Depende del **alimento** disponible. En condiciones de alimentación “ad libitum”, el balance de reservas es independiente de las condiciones ambientales. Como se vio en ciclo natural, cuando la alimentación no es “ad libitum”, el balance de reserva depende

indirectamente de las condiciones ambientales (cantidad de energía empleada en reproducción) y de la edad (cantidad de recursos destinados al crecimiento).

Según esto tendrían:

- **Mayores reservas** los animales de 1 año o más en condiciones de **invierno**, ya que en este el crecimiento es bajo y la reproducción está desfavorecida, con lo que la mayoría de los recursos van a generar reservas.
- **Menos tejido de reserva** en animales de cualquier edad en condiciones favorables de **primavera- verano**. En condiciones favorables el gasto reproductor es alto, en animales de 0 años el gasto reproductor es menor, pero también tienen gasto en crecimiento, y en animales de más edad, el gasto en crecimiento es menor, pero el gasto reproductor es mayor, con lo que los recursos disponibles para crear reservas son escasos.

11.2 Acondicionamiento 2

Se estudió el efecto del fotoperiodo sobre la distribución de los recursos. Como ya se explicó, se parte de animales sin desarrollo.

11.2.1 Medio natural

- Tejido de reserva

En el eje de ordenadas se representa la cantidad de células vesiculares, siendo 1: pocas, 2: medias y 3: muchas.

Células vesiculares

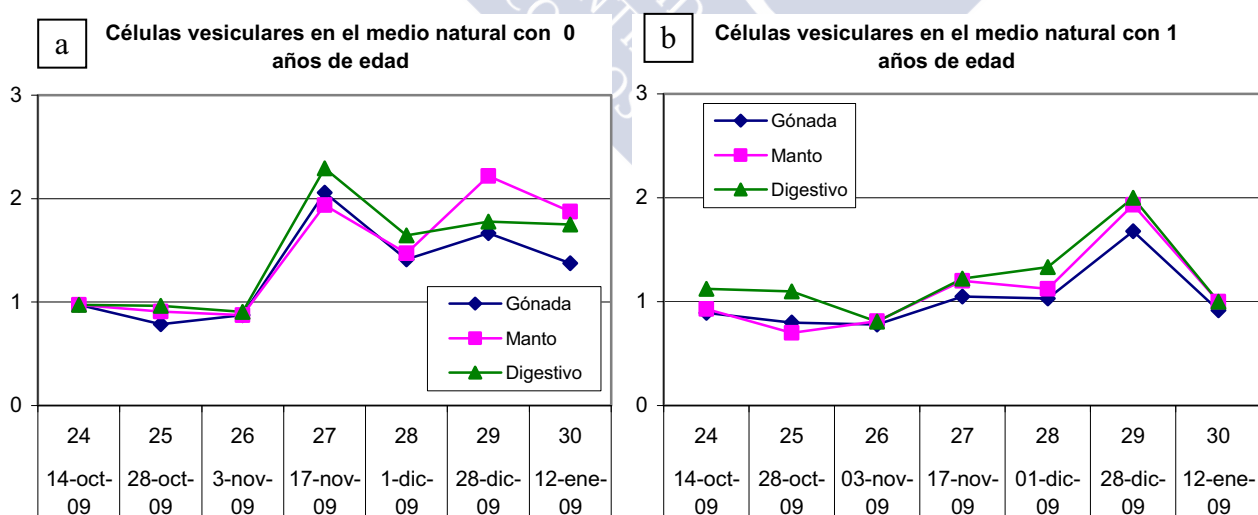


Fig. 11.30. Evolución de la cantidad de células vesiculares con 0 años (a) (población 08) y 1 año (b) (población 07) de edad en el medio natural.

En ambas clases de edad, a finales de otoño la cantidad de reservas es baja y luego se incrementa a inicios de invierno, para luego descender, ligeramente, a 0 años (Fig. 11.30.a) y más pronunciadamente en 1 año (Fig. 11.30.b) .

Nódulos de células vesiculares

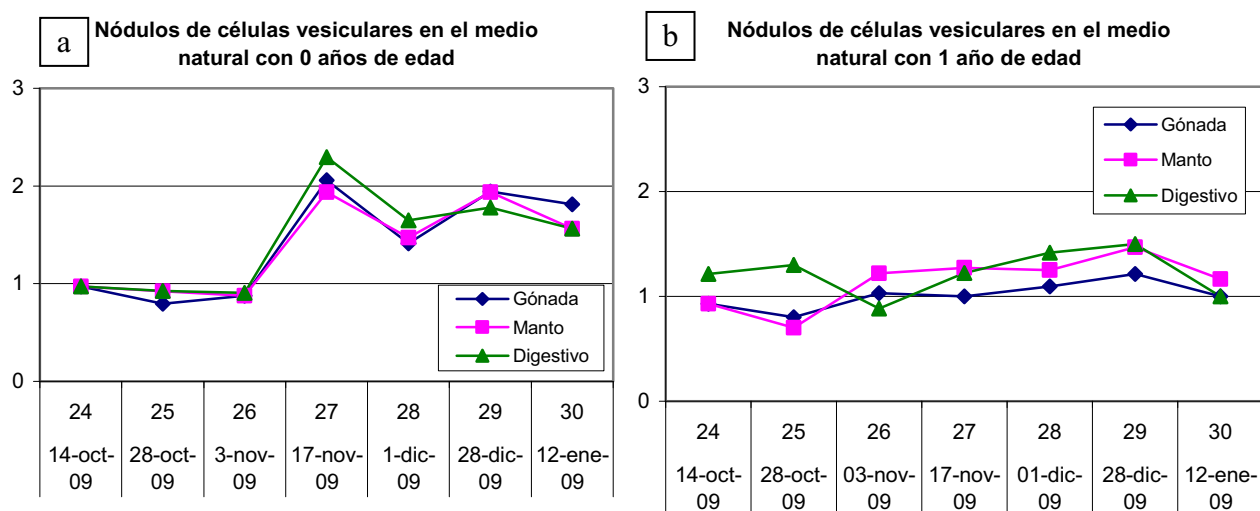


Fig. 11.31. Evolución de la cantidad de nódulos de células vesiculares con 0 (a) (población 08) y 1 año (b) (población 07) de edad en el medio natural.

En 0 años de edad, inicialmente la generación de reservas es baja y luego se incrementa a media (Fig. 11.31.a). En cambio, en 1 año, la creación de reservas se mantiene baja (Fig. 11.31.b).

- Crecimiento somático

Clase 0 años de edad

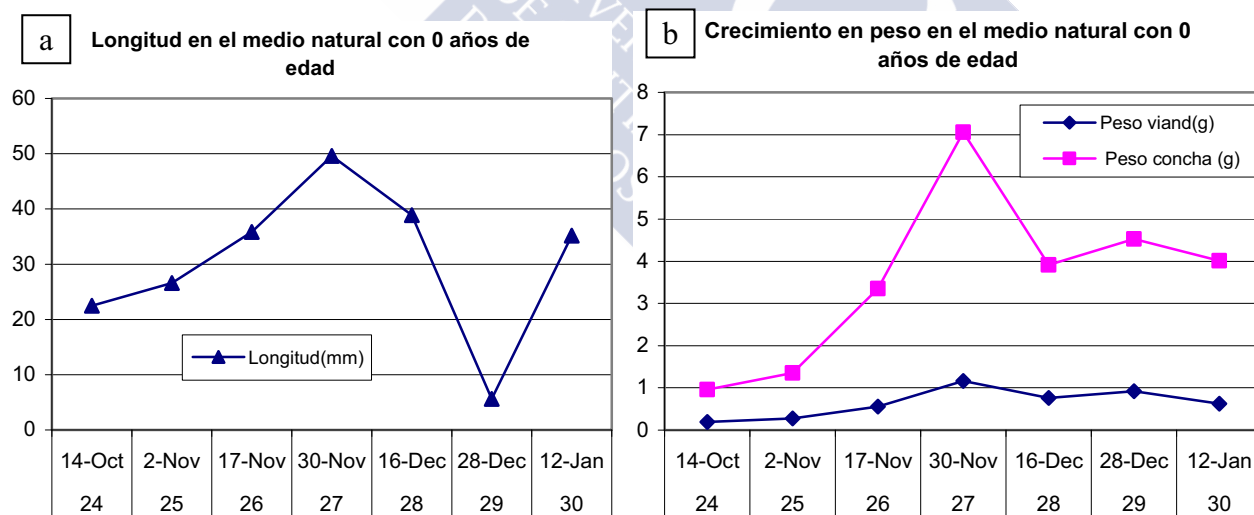


Fig. 11.32. Crecimiento de la población de 0 años de edad en longitud (mm) (a) y peso (g) (b) en el medio natural.

En primer lugar, el muestreo 27 está sobrevalorado y el 29 infravalorado en peso, ya que en el muestreo 27 los individuos eran inusualmente grandes, y en el 29 ocurrió lo contrario, los individuos eran más pequeños de la media. En general, hay crecimiento en animales de 0 años de edad, ya que se incrementa, tanto la longitud como en peso (peso de concha y de vianda) (Fig. 11.32).

Clase 1 año de edad

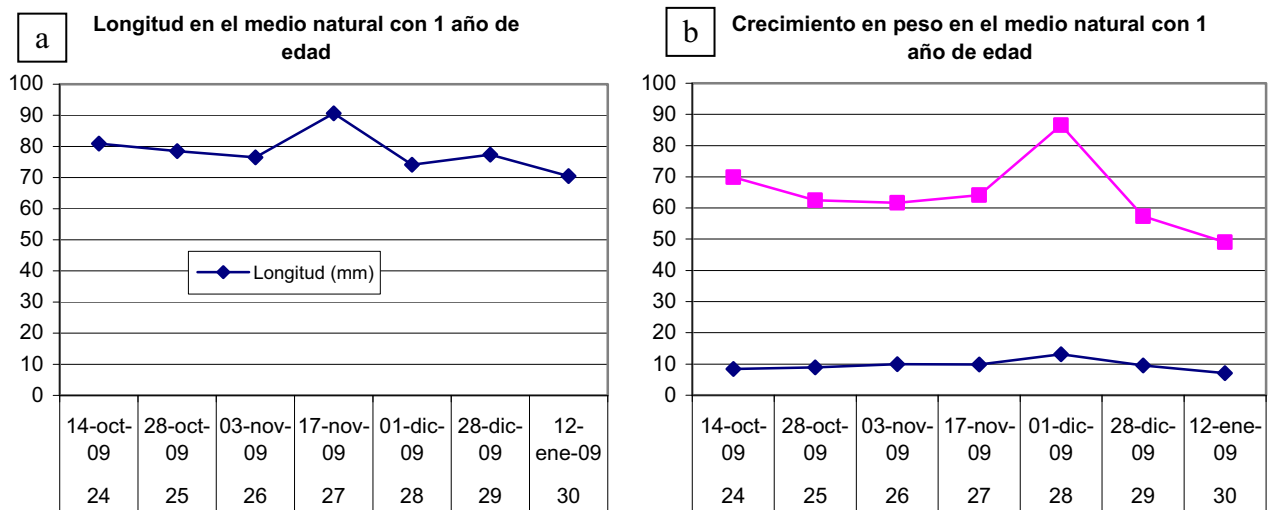


Fig. 11.33. Crecimiento de la población de 1 año de edad en longitud (mm) (a) y peso (g) (b) en el medio natural.

Los individuos de 1 año apenas tienen crecimiento, ya que el incremento en longitud y peso es muy pequeño (Fig. 11.33).

11.2.2 Fotoperiodo 0 horas de luz

- Tejido de reserva

En el eje de ordenadas se representa la cantidad de células vesiculares, siendo 1: pocas, 2: medias y 3: muchas.

Células vesiculares

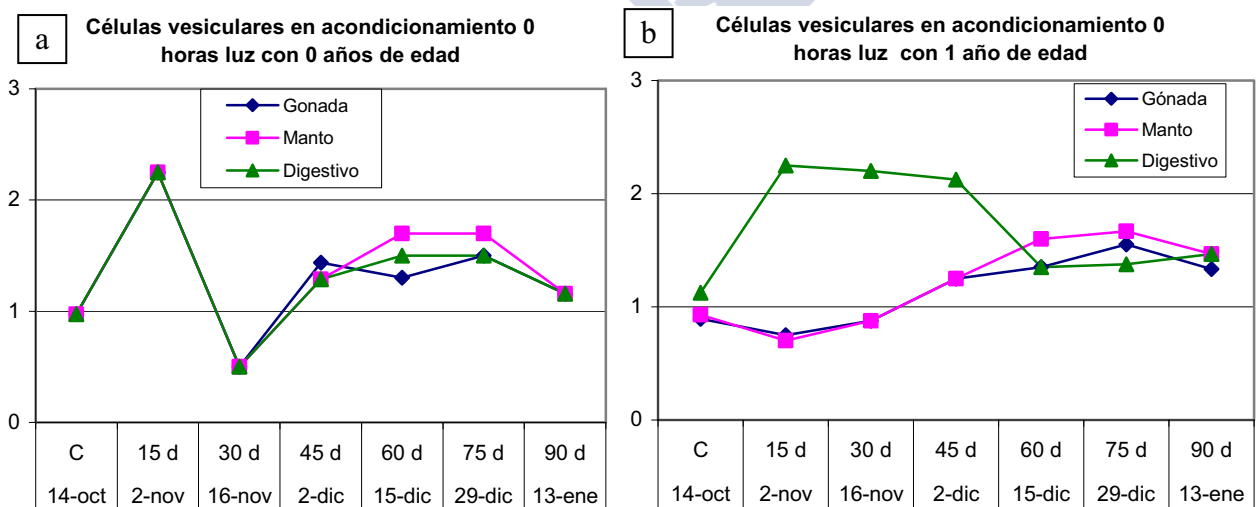


Fig. 11.34. Evolución de la cantidad de células vesiculares con 0 (a) (población 08) y 1 año (b) (población 07) de edad en condiciones de 0 horas de luz.

En 0 años se produce una evolución inversa de las células vesiculares, que en el medio natural (Fig. 11.30.a), es decir, sufren un incremento brusco y luego caen bruscamente, manteniéndose medias-bajas (Fig. 11.34.a).

En 1 año de edad, las vesiculares de la gónada y el manto siguen el mismo patrón que el medio natural (11.30.b), sólo que el incremento es antes. En el manto hay un importante incremento inicial y luego desciende a media-baja (Fig. 11.34.b).

En 0 años de edad, sin tener en cuenta las fluctuaciones, la cantidad de vesiculares es ligeramente superior al medio natural (Fig. 11.34.a). En 1 año de edad, la cantidad es superior (Fig. 11.34.b).

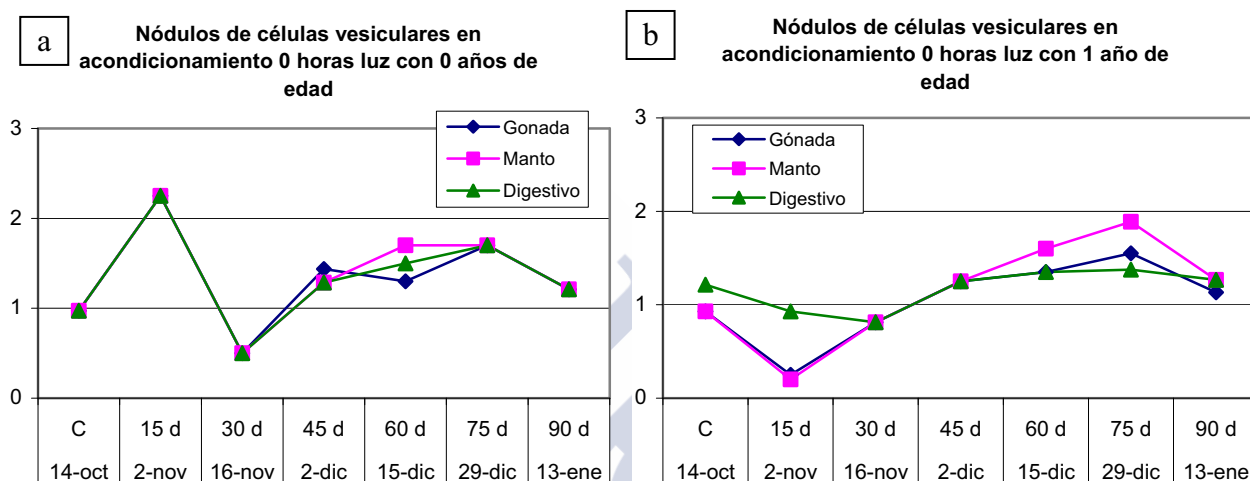


Fig. 11.35. Evolución de la cantidad de nódulos de células vesiculares con 0 (a) (población 08) y 1 año (b) (población 07) de edad en condiciones de 0 horas de luz.

La génesis de reservas sigue el mismo patrón que las células vesiculares (Fig. 11.34), y por lo tanto, a la inversa que en el medio natural (Fig. 11.31).

0 años de edad tiene una creación de reservas ligeramente superior al medio natural (Fig. 11.31), mientras que 1 año es claramente superior (Fig. 11.35).

- Gasto reproductor

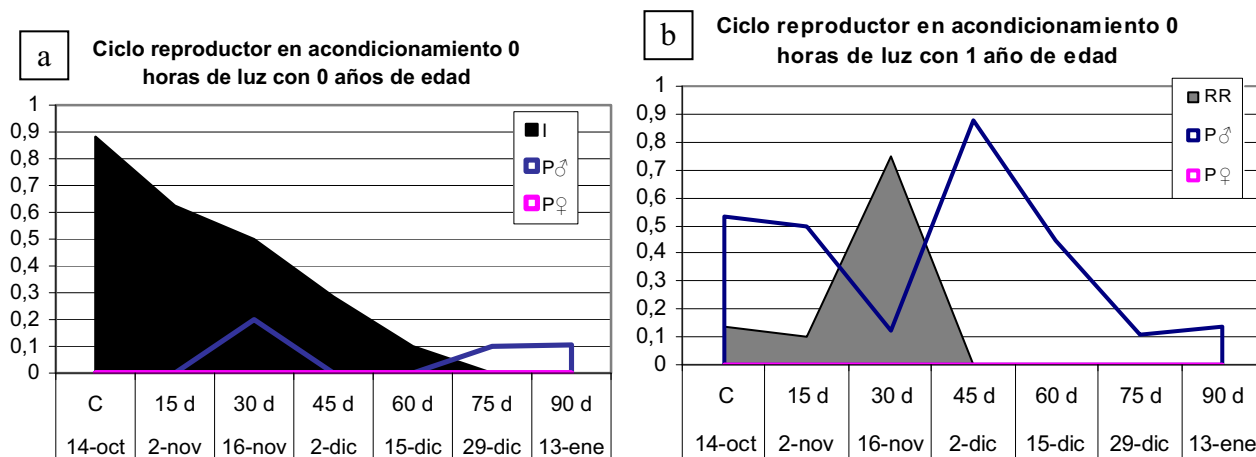


Fig. 11.36. Gasto reproductor con 0 (a) y 1 años (b) de edad en condiciones de 0 horas de luz. I: Indeterminado; RR: Estado de Reposo-Restauración; P♂: Puestas macho; P♀: Puestas hembra; C: control.

En 0 años de edad el gasto reproductor es muy escaso, ya que la mayoría son indeterminados, y sólo unos pocos individuos se desarrollan y ponen (Fig. 11.36).

En 1 año de edad el gasto es considerablemente mayor, ya que, inicialmente hay un porcentaje importante de puestas, luego entran en reposo, con lo que el gasto descende, pero a continuación se produce un gran pico de puestas, incrementando el gasto (Fig. 11.36). Al final el porcentaje de puestas es similar a 0 años, con lo que el gasto también lo es (Fig. 11.36.a).

- Crecimiento somático

Clase 0 años de edad

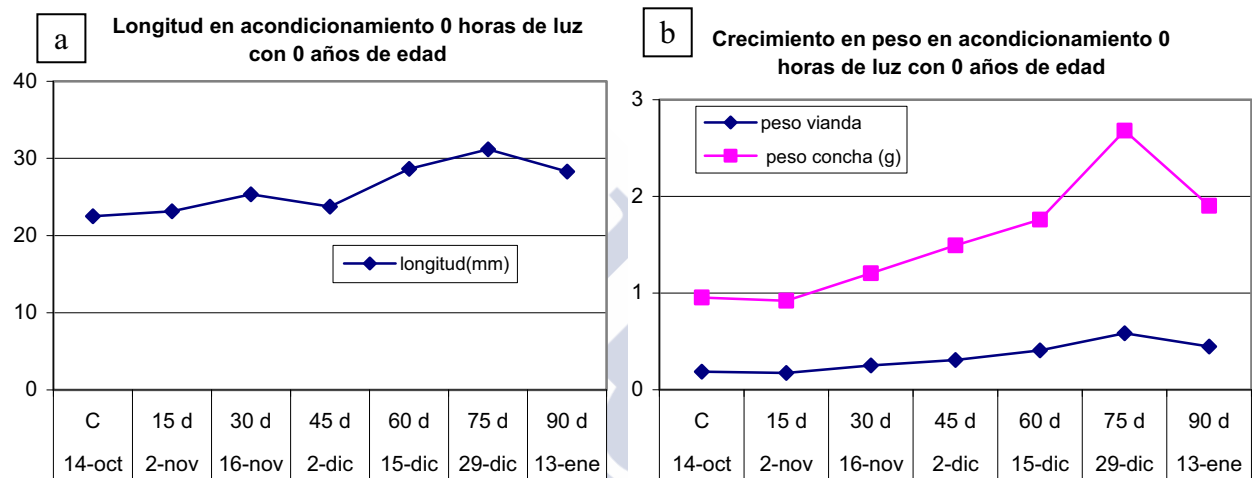


Fig. 11.37. Crecimiento de la población de 0 años de edad en longitud (mm) (a) y peso (g) (b) en condiciones de 0 horas de luz. C: Control; d: días.

Hay un menor crecimiento en los individuos de 0 años (Fig. 11.37.a) sometidos a 0 horas de luz, el incremento de longitud y de peso es muy inferior que en el medio natural (Fig. 11.32). Por lo que el gasto en crecimiento somático es menor.

Clase 1 año de edad

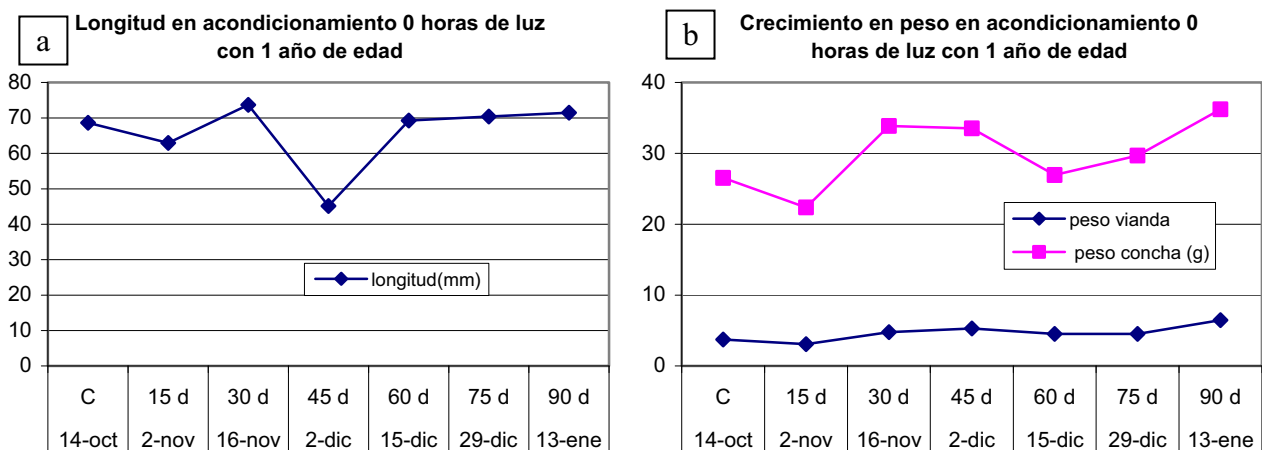


Fig. 11.38. Crecimiento de la población de 1 año de edad en longitud (mm) (a) y peso (g) (b) en condiciones de 0 horas de luz. C: Control; d: días.

El crecimiento de las ostras de 1 año de edad en oscuridad total es similar al medio natural (Fig. 11.33), por lo que el gasto es muy bajo (Fig. 11.38), igual que en el medio natural.

Resumen del efecto de la ausencia de luz en el uso y distribución de los recursos

En **0 años**, al principio del acondicionamiento, la cantidad de reservas y nódulos aumenta porque el gasto reproductor es escaso, con lo que la mayoría de recursos van a producir reservas. Con las primeras puestas, a los 30 días de acondicionamiento, y el incremento del gasto reproductor, la génesis y cantidad de reservas disminuye. A los 45 días se vuelve reducir el gasto con lo que las reservas aumentan (vesiculares y nódulos). Por último, la generación y cantidad de reservas se mantiene, ya que hay puestas, pero son escasas.

En cambio en **1 año**, inicialmente las puestas macho son de un 50%, por lo que la generación de reservas desciende, ya que la mayoría de los recursos son destinados a la reproducción. Con la entrada en reposo, los recursos se redirigen a la génesis de reservas.

11.2.3 Fotoperiodo 8 horas de luz

- Tejido de reserva

En el eje de ordenadas se representa la cantidad de células vesiculares, siendo 1: pocas, 2: medias y 3: muchas.

Células vesiculares

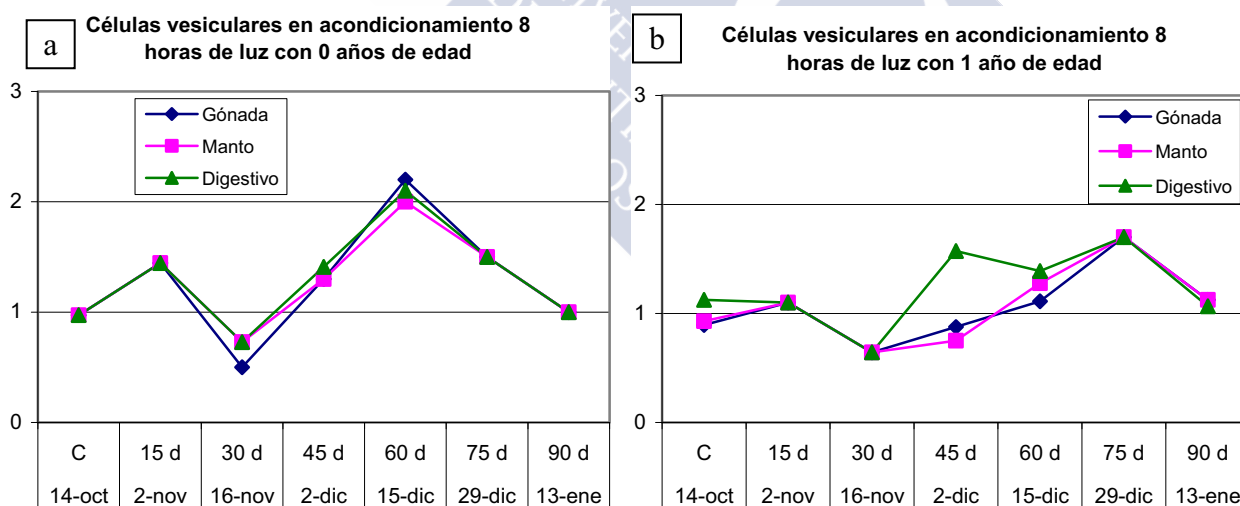


Fig. 11.39. Evolución de la cantidad de células vesiculares con 0 (a) (población 08) y 1 año (b) (población 07) de edad en condiciones de 8 horas de luz. C: Control; d: días.

Al inicio, las reservas de las tres áreas se mantienen bajas (Fig. 11.39), igual que en el medio natural (Fig. 11.30), pero luego descienden, mientras que en el medio natural se incrementa. Es decir, a 8 horas de luz el consumo de reservas es mayor que la génesis, en relación al medio natural. A continuación se produce una subida progresiva y luego un descenso progresivo. Este ascenso y descenso es más lento que en medio natural. A 0 años, esta subida ocurre antes que en 1 año.

Nódulos de células vesiculares

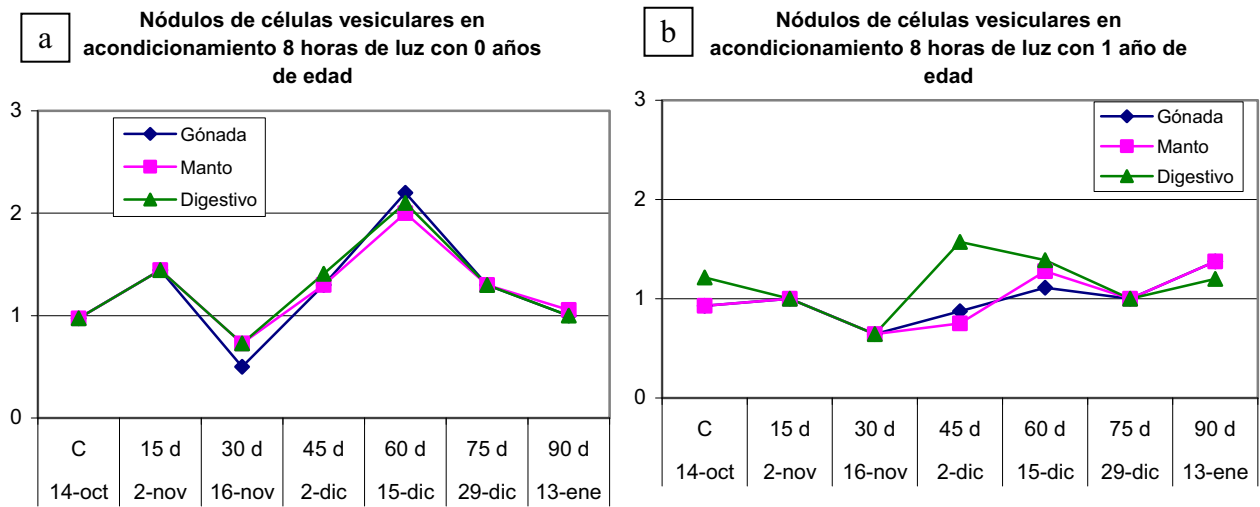


Fig. 11.40. Evolución de la cantidad de nódulos de células vesiculares con 0 (a) (población 08) y 1 año (b) (población 07) de edad en condiciones de 8 horas de luz. C: Control; d: días.

A grandes rasgos siguen el mismo patrón (Fig. 11.40) que el medio natural (Fig. 11.31), pero 0 años tiene los picos más marcados a 8 horas de luz que en el medio natural. Esto tiene sentido porque coincide, aproximadamente, el fotoperiodo del acondicionamiento con el del medio natural.

- Gasto reproductor

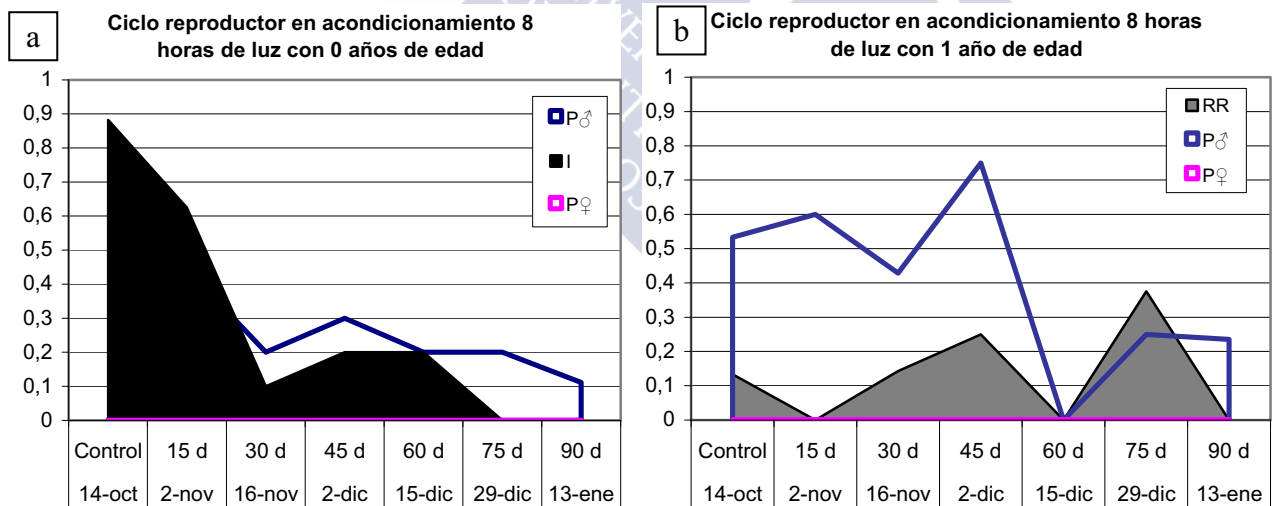


Fig. 11.41. Gasto reproductor con 0 (a) y 1 año (b) de edad en condiciones de 8 horas de luz. I: Indeterminado; RR: Estado de Reposo-Restauración; P♂: Puestas macho; P♀: Puestas hembra.

El gasto reproductor en 0 años es escaso, ya que la mayoría son Indefinidos, es decir, aún no desarrolló su primera gónada (Fig. 11.41.a).

En 1 año, el gasto es un poco mayor porque hay más puestas macho que en 0 años, pero aún así las puestas están ralentizadas y se extienden en el tiempo, así que el gasto reproductor es medio bajo (Fig. 11.41.b).

- Crecimiento somático

Clase 0 años de edad

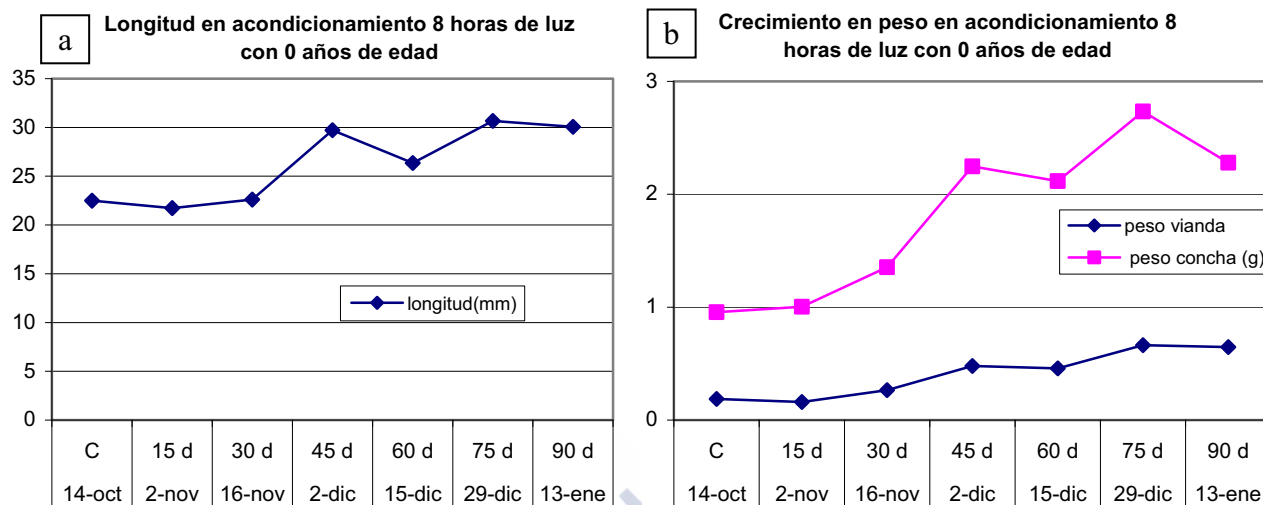


Fig. 11.42. Crecimiento de la población de 0 años de edad en longitud (mm) (a) y peso (g) (b) en condiciones de 8 horas de luz. C: Control; d: días.

El crecimiento a 8 horas de luz es menor (Fig. 11.42) que en el medio natural Fig. 11.32), ya que tanto el incremento de longitud como de peso es menor. Por lo que el gasto en crecimiento es menor.

Clase 1 año de edad

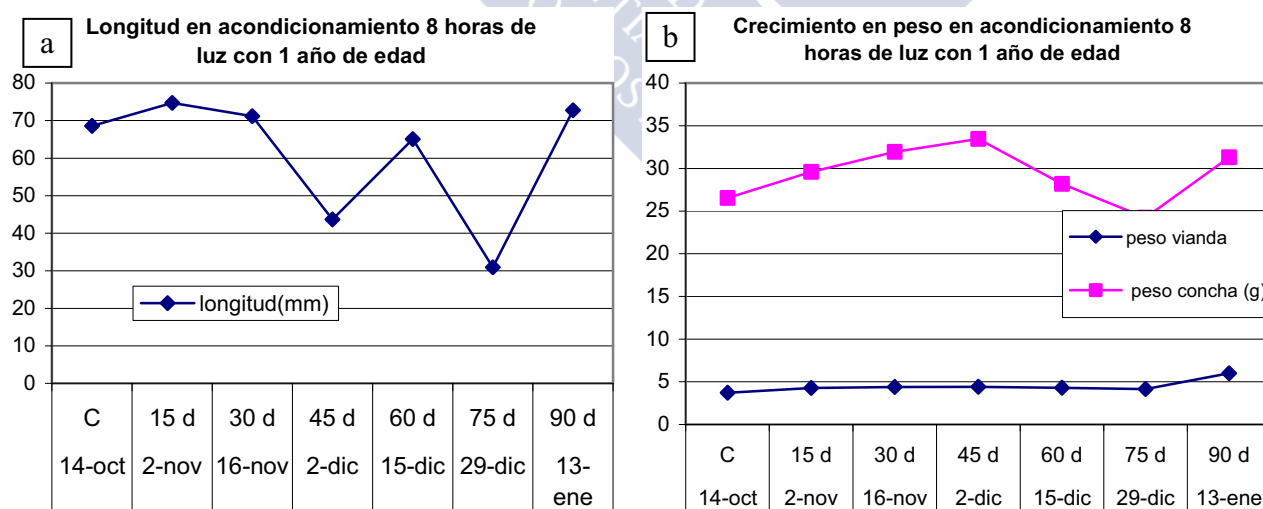


Fig. 11.43. Crecimiento de la población de 1 año de edad en longitud (mm) (a) y peso (g) (b) en condiciones de 8 horas de luz. C: Control; d: días.

No hay crecimiento significativo (Fig. 11.43), con lo que el gasto es muy bajo.

11.2.4 Fotoperiodo 16 horas de luz

- Tejido de reserva

En el eje de ordenadas se representa la cantidad de células vesiculares, siendo 1: pocas, 2: medias y 3: muchas.

Células vesiculares

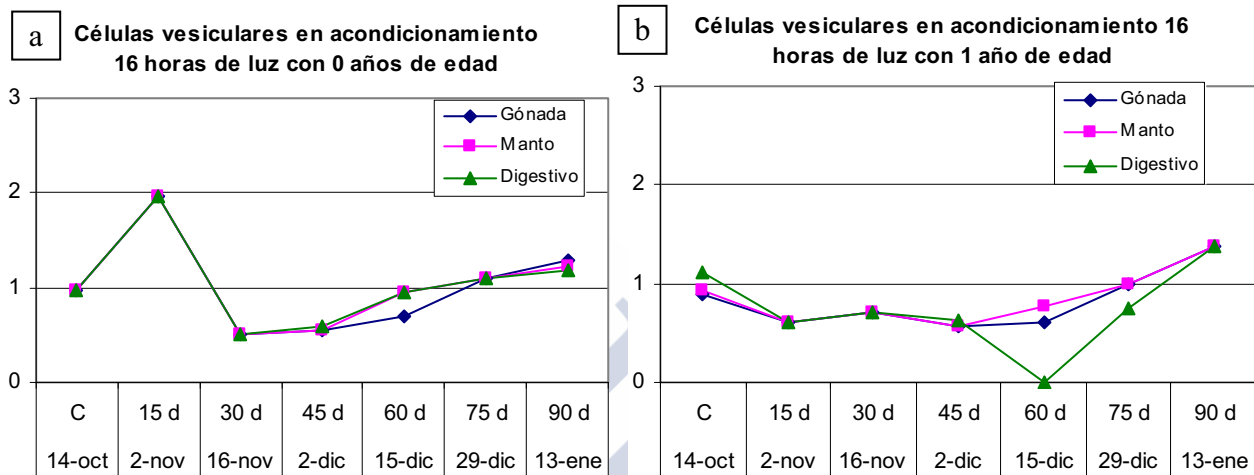


Fig. 11.44. Evolución de la cantidad de nódulos de células vesiculares con 0 (a) (población 08) y 1 año (b) (población 07) de edad en condiciones de 16 horas de luz. C: Control; d: días.

En 0 años, las reservas de las 3 áreas somáticas ascienden a cantidad media (Fig. 11.44.a), mientras que en el medio natural se mantienen en baja (Fig. 11.30.a). A continuación descienden a muy baja, para a continuación ascenderán a baja (Fig. 11.44.a). Es decir, inicialmente hay más reservas que en el medio natural (Fig. 11.30.a), pero después hay menos. Lo que significa que al principio hay más generación de reservas que consumo, y luego el consumo se hace mayor que la generación.

En 1 año, las reservas son ligeramente menores (Fig. 11.44.b) que en el medio natural (Fig. 11.30.b), y no aparece el incremento al final de acondicionamiento.

En general, el consumo de reservas es mayor a 16 horas (Fig. 11.44) que en el medio natural (Fig. 11.30).

Nódulos de células vesiculares

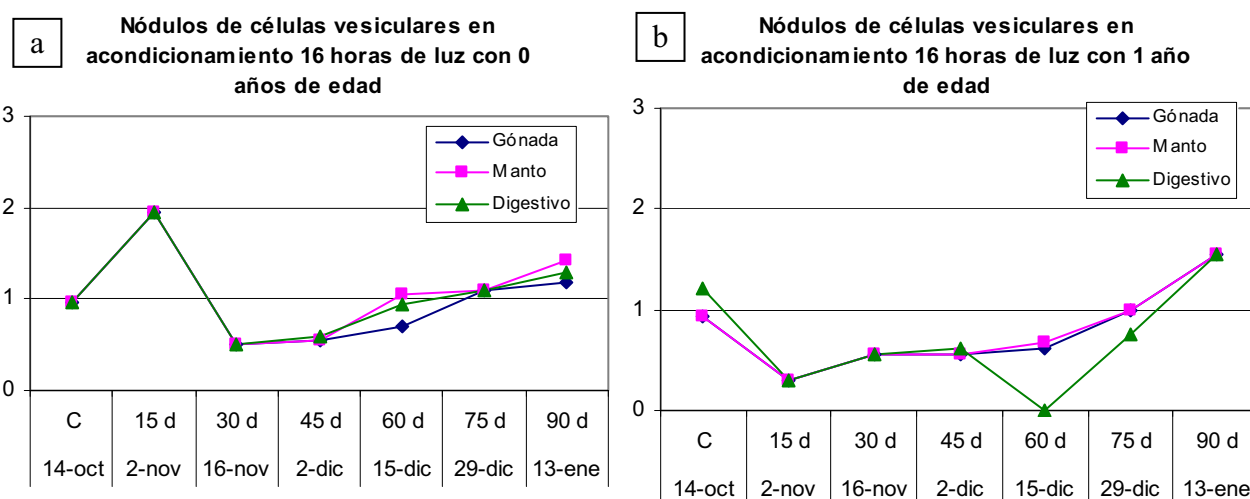


Fig. 11.45. Evolución de la cantidad de nódulos de células vesiculares con 0 (a) (población 08) y 1 año (b) (población 07) de edad en condiciones de 16 horas de luz. C: Control; d: días.

En los individuos de 0 años, la generación inicial de reservas se incrementa a media, para luego descender a muy escasas y mantenerse en baja (Fig. 11.45.a). Mientras que en el medio natural (Fig. 11.31.a), al inicio los nódulos son escasos y luego se incrementan. Este pico inicial explica el pico inicial de vesiculares.

En 1 año también hay menos generación de reservas (Fig. 11.45.b) que en el medio natural (Fig. 11.31.b), y no se produce un incremento final.

En general, hay menos recursos destinados a generar reservas (Fig. 11.45) que en el medio natural (Fig. 11.31).

- Gasto reproductor

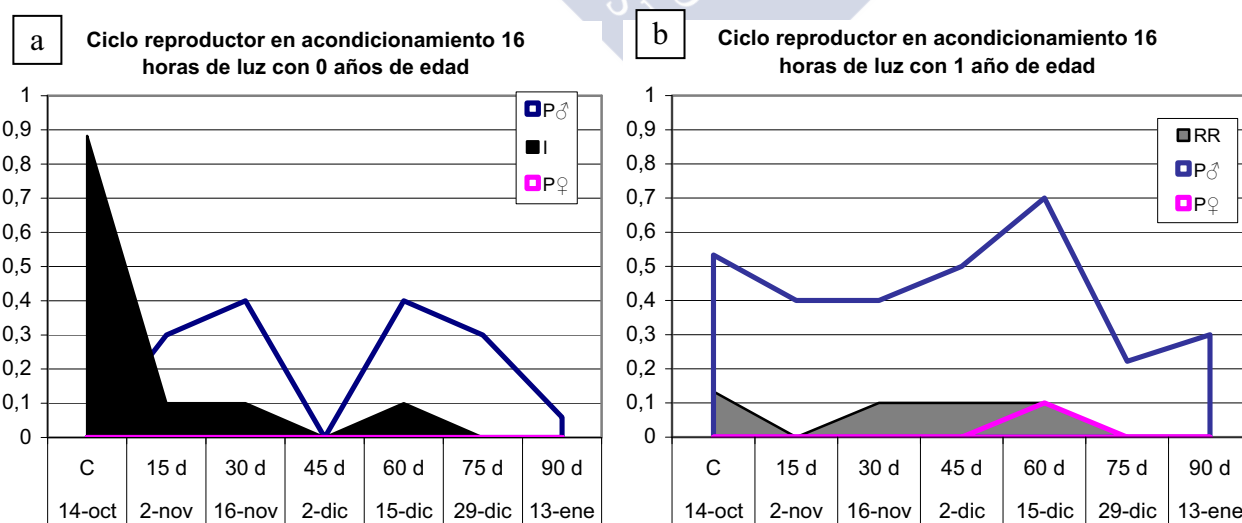


Fig. 11.46. Gasto reproductor con 0 (a) y 1 años (b) de edad en condiciones de 16 horas de luz. I: Indeterminado; RR: Estado de Reposo-Restauración; P♂: Puestas macho; P♀: Puestas hembra. C: Control; d: días.

El gasto reproductor es más intenso que en las intensidades de luz anteriores, ya que el porcentaje de individuos indeterminados y en reposo se reducen, y las puestas son mayores (Fig. 11.46).

- Crecimiento somático

Clase 0 años de edad

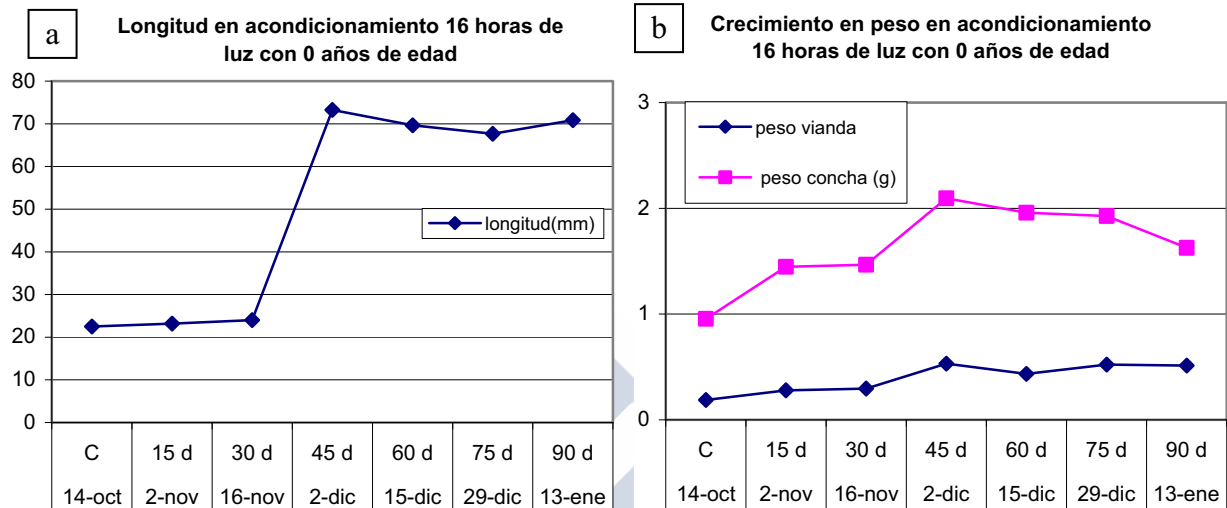


Fig. 11.47. Crecimiento de la población de 0 años de edad en longitud (mm) (a) y peso (g) (b) en condiciones de 16 horas de luz. C: Control; d: días.

El crecimiento en longitud es similar al medio natural (Fig. 11.32); sin embargo, el peso se incrementa menos que en el medio natural. Así que el gasto en crecimiento es menor, ya que, aunque la longitud es similar, el peso es menor (Fig. 11.47).

Clase 1 año de edad

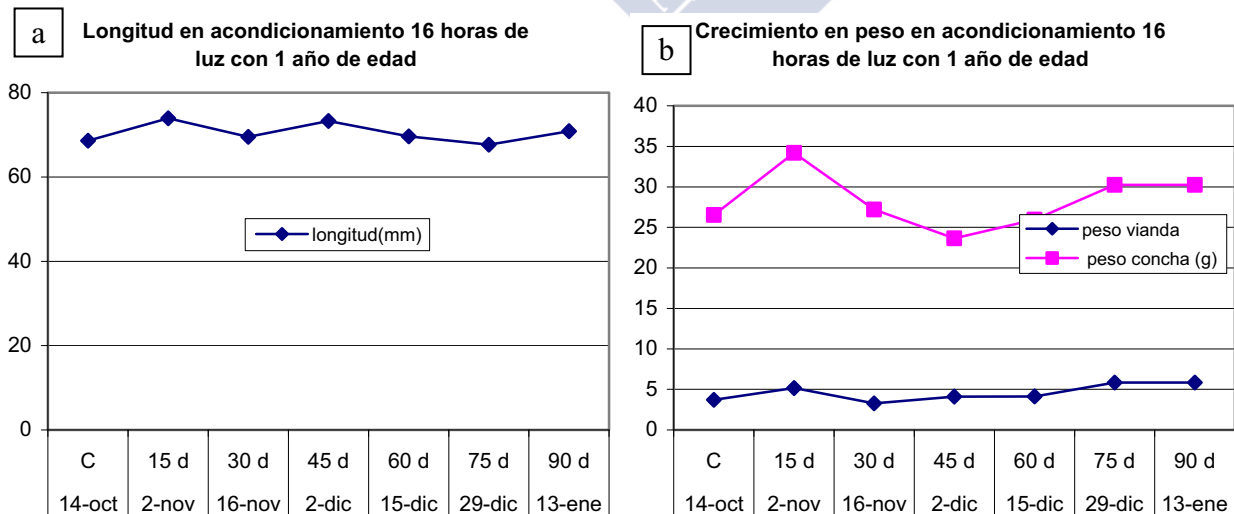


Fig. 11.48. Crecimiento de la población de 1 año de edad en longitud (mm) (a) y peso (g) (b) en condiciones de 16 horas de luz. C: Control; d: días.

Al igual que en el medio natural (Fig. 11.33), a 16 horas de luz, el crecimiento no es significativo, tanto en longitud como en peso (Fig. 11.48).

11.2.5 Fotoperiodo 24 horas de luz

- Tejido de reserva

En el eje de ordenadas se representa la cantidad de células vesiculares, siendo 1: pocas, 2: medias y 3: muchas.

Células vesiculares

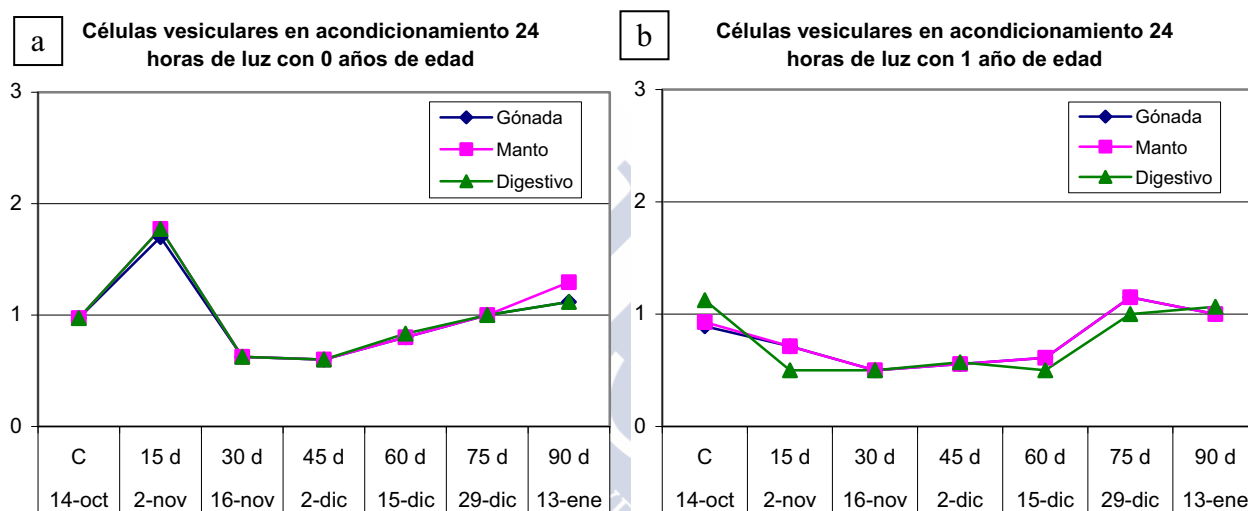


Fig. 11.49. Evolución de la cantidad de nódulos de células vesiculares con 0 (a) (población 08) y 1 año (b) (población 07) de edad en condiciones de 24 horas de luz. C: Control; d: días.

La cantidad de reservas, para ambas edades (Fig. 11.49), sigue, prácticamente, el mismo patrón que 16 de horas luz (Fig. 11.44), siendo los incrementos ligeramente inferiores. Esto quiere decir que inicialmente el consumo de reservas es escaso y luego se incrementa.

Nódulos de células vesiculares

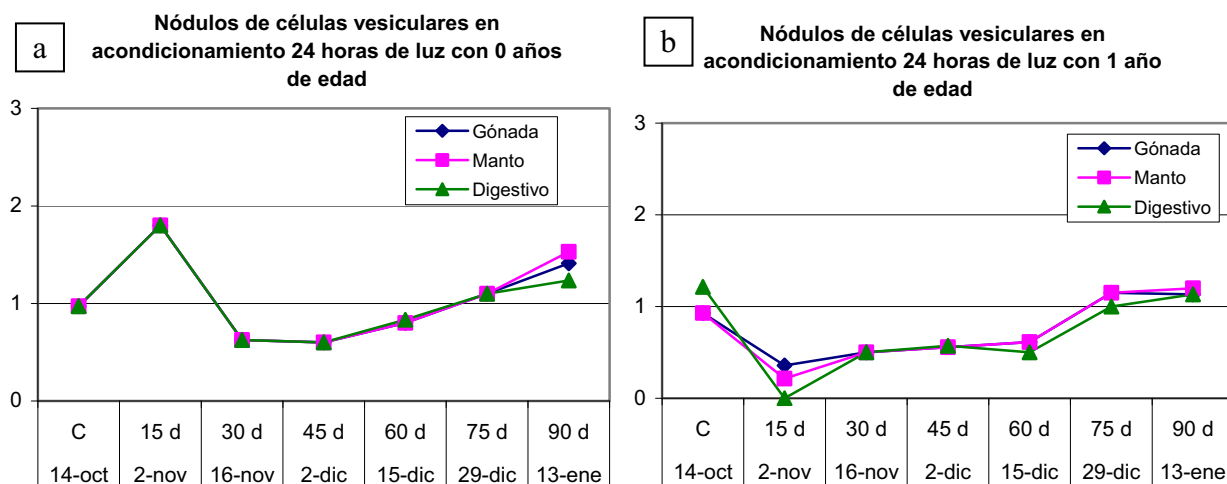


Fig. 11.50. Evolución de la cantidad de nódulos de células vesiculares con 0 (a) (población 08) y 1 año (b) (población 07) de edad en condiciones de 24 horas de luz. C: Control; d: días.

Ocurre lo mismo que con las células vesiculares (Fig. 11.49), es decir, sigue el mismo patrón que 16 horas (Fig. 11.45), siendo ligeramente inferiores (Fig. 11.50). Esto indica que los recursos destinados a generar reservas son, inicialmente medios, y luego descienden.

- Gasto reproductor

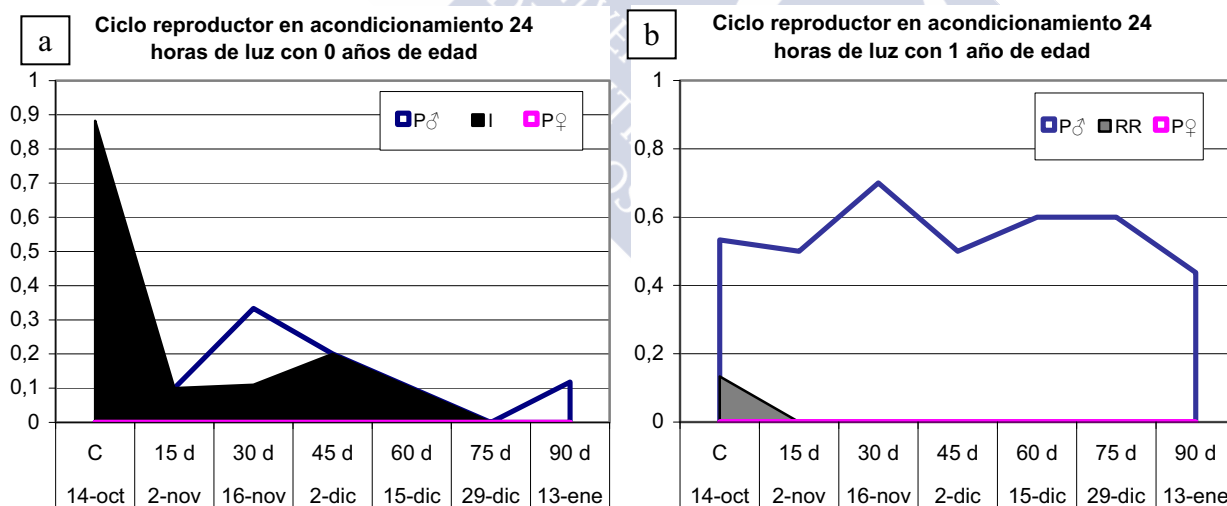


Fig. 11.51. Gasto reproductor con 0 (a) y 1 año (b) de edad en condiciones de 24 horas de luz. I: Indeterminado; RR: Estado de Reposo-Restauración; P♂: Puestas macho; P♀: Puestas hembra; C: control; d: días.

Al igual que a 16 horas (Fig. 11.46), el gasto reproductor es mayor que a 0 (Fig. 11.36) y 8 horas de luz (Fig. 11.41), ya que hay un menor porcentaje de indeterminados y de reposos-restauración, y las puestas son mayores. Así mismo, inicialmente el gasto es menor, ya que hay más indeterminados y RR, y luego se incrementa (Fig. 11.51).

- Crecimiento somático

Clase 0 años de edad

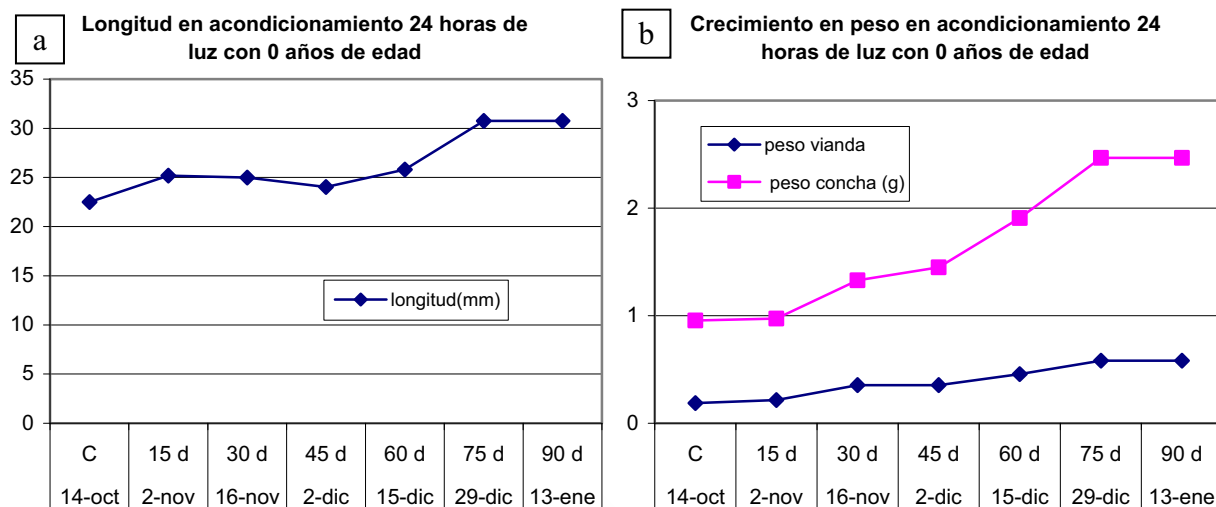


Fig. 11.52. Crecimiento de la población de 0 años de edad en longitud (mm) (a) y peso (g) (b) en condiciones de 24 horas de luz. C: Control; d: días.

En las ostras de 0 años, acondicionadas a 24 horas de luz (Fig. 11.52), el crecimiento es mucho menor que en el medio natural (Fig. 11.32), ya que tanto la longitud como el peso se incrementan en menor medida. Con lo que el gasto en crecimiento es menor a 24 horas de luz que en el medio natural.

Clase 1 año de edad

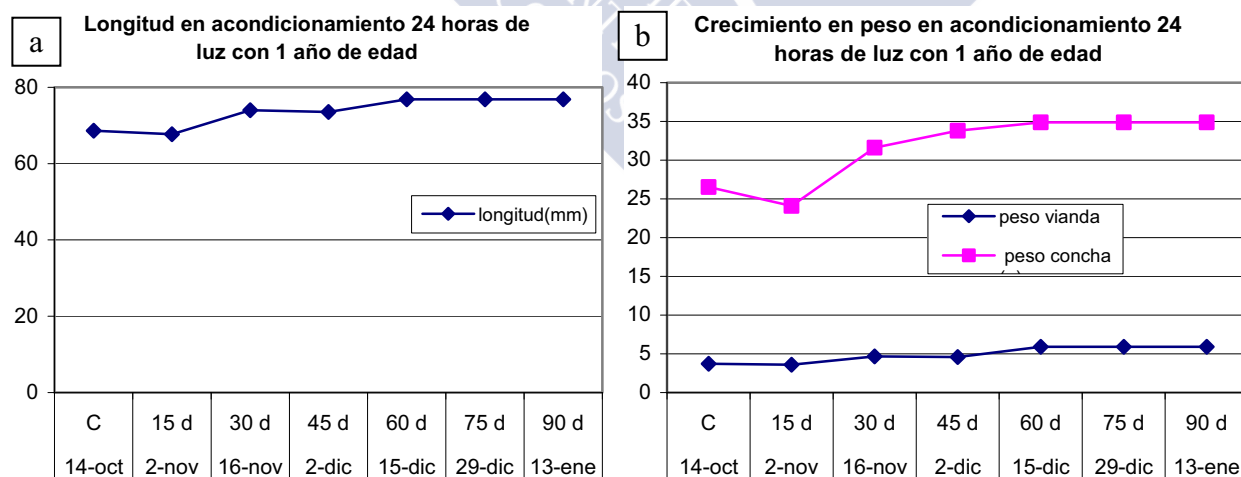


Fig. 11.53. Crecimiento de la población de 1 año de edad en longitud (mm) (a) y peso (g) (b) en condiciones de 16 horas de luz. C: Control; d: días.

El crecimiento de las ostras de 1 año a 24 horas de luz es similar al medio natural, con lo que el gasto en crecimiento es bajo.

11.1.6 Resumen de los efectos del Acondicionamiento 2 sobre el uso y la distribución de los recursos:

<u>Población 09</u> <u>0 años</u>	0 horas	8 horas	16 horas	24 horas
Reservas	~-	~-	-	-
Reproducción	-	~-	+	+
Crecimiento	~	0	~+	~-

Fig. 11.54. Tabla resumen del efecto del fotoperiodo sobre el gasto energético en la población 09. ~-: Gasto medio-bajo; -: Gasto bajo; +: Gasto alto; ~: Gasto medio; 0: Sin gasto.

<u>Población 08</u> <u>1 año</u>	0 horas	8 horas	16 horas	24 horas
Reservas	~-	~-	-	-
Reproducción	-	~-	+	+
Crecimiento	0	0	0	0

Fig. 11.55. Tabla resumen del efecto del fotoperiodo sobre el gasto energético en la población 08. ~-: Gasto medio-bajo; -: Gasto bajo; +: Gasto alto; 0: Sin gasto.

En primer lugar, hay que tener en cuenta que la temperatura del agua era baja, con lo que la temperatura es desfavorable siempre. Así que en condiciones de fotoperiodo corto (0 y 8 horas) las condiciones ambientales son desfavorables, y en condiciones de fotoperiodo largo (16 y 24 horas) las condiciones ambientales son mixtas.

La distribución de los recursos sigue el siguiente patrón:

- El **gasto reproductor** depende del **fotoperiodo**, cuanto más largo es el fotoperiodo mayor son los recursos destinados a la reproducción.
- El **crecimiento** depende de la **edad** del animal, los animales de 1 año de edad destinan menos recursos al crecimiento, independientemente del fotoperiodo.
- La **cantidad de reservas** dependen **indirectamente** de la duración del **fotoperiodo**, ya que a medida que incrementamos las horas de luz se incrementa el gasto reproductor, y quedan menos recursos para generar y mantener las reservas.

En la distribución de recursos, el mayor crecimiento somático de los animales de 0 años se ve compensado por un mayor gasto reproductor en los animales de 1 año, con lo que el **balance** de reservas de ambas clases de **edad** es **similar** en los diferentes fotoperiodos.

Si desglosamos las reservas tenemos lo siguiente:

		0 horas		8 horas		16 horas		24 horas	
		0 años	1 año	0 años	1 año	0 años	1 año	0 años	1 año
Reservas	Células vesiculares	~-		~-		~-	-	-	-
	Nódulos de células vesiculares	~-		~-	-	-	-	~-	-
Gasto reproductor		-		~-		+		++	
Gasto en crecimiento somático		~	0	0	0	~+	0	~-	0

Fig. 11.56. Tabla resumen del efecto del fotoperiodo y la edad sobre el gasto energético. ~-: Gasto medio-bajo; -: Gasto bajo; +: Gasto alto; ++: Gasto muy alto ~: Gasto medio; 0: Sin gasto.

- A temperatura baja y alimentación “ad libitum”, hay una **relación inversamente proporcional** entre el **gasto reproductor** (Fig. 11.57.b) y la generación y cantidad de **reservas** (Fig. 11.57.a).

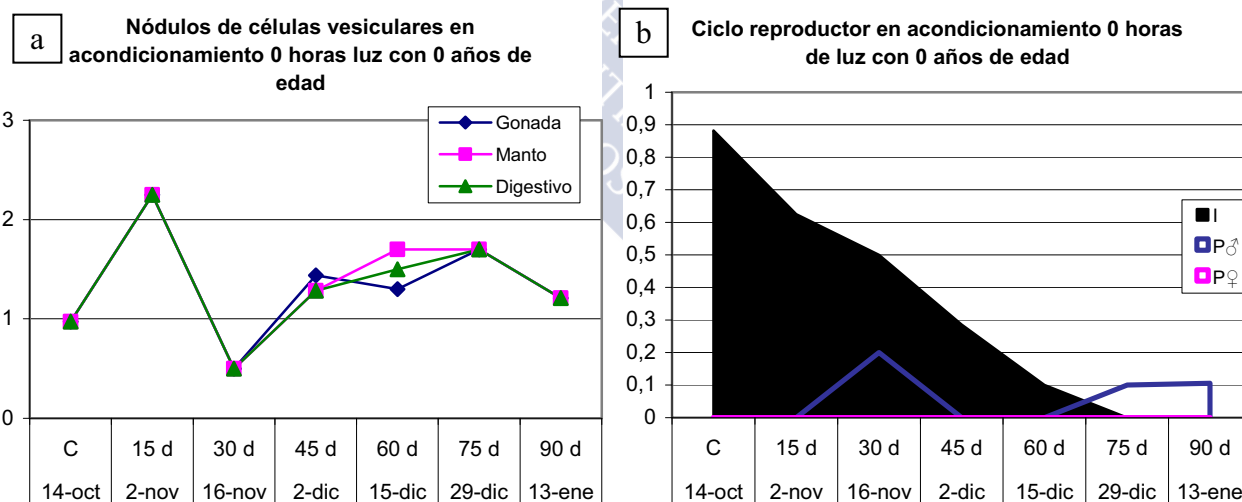


Fig. 11.57. Comparación entre la evolución de la cantidad de nódulos de células vesiculares en ausencia de luz a 0 años de edad (a) y el gasto reproductor en las mismas condiciones (b). I: Indeterminado; P♂: Puestas macho; P♀: Puestas hembra. C: Control; d: días.

- En individuos **sin desarrollo gonadal**, no se ve una relación entre el crecimiento somático y el fotoperiodo, ya que no se observan diferencias significativas entre los distintos fotoperiodos, dentro de la misma clase de edad.
- En general, los individuos de **0 años** de edad presentan crecimiento somático, aunque es menor que en el medio natural. Mientras que el crecimiento en 1 año de edad es poco significativo,

igual que en el medio natural. Es decir, 0 años utiliza menos recursos en el crecimiento que en el medio natural.

- Hay un **uso directo** de los recursos para la **reproducción**, sin ser necesario transformarlos en primer lugar en reservas.

11.3. Acondicionamiento 3

Se estudió el efecto de la ausencia de luz y el fotoperiodo largo (16 horas) de luz en la distribución de recursos de animales de 0 años con desarrollo gonadal.

11.3.1 Medio natural

- Reservas

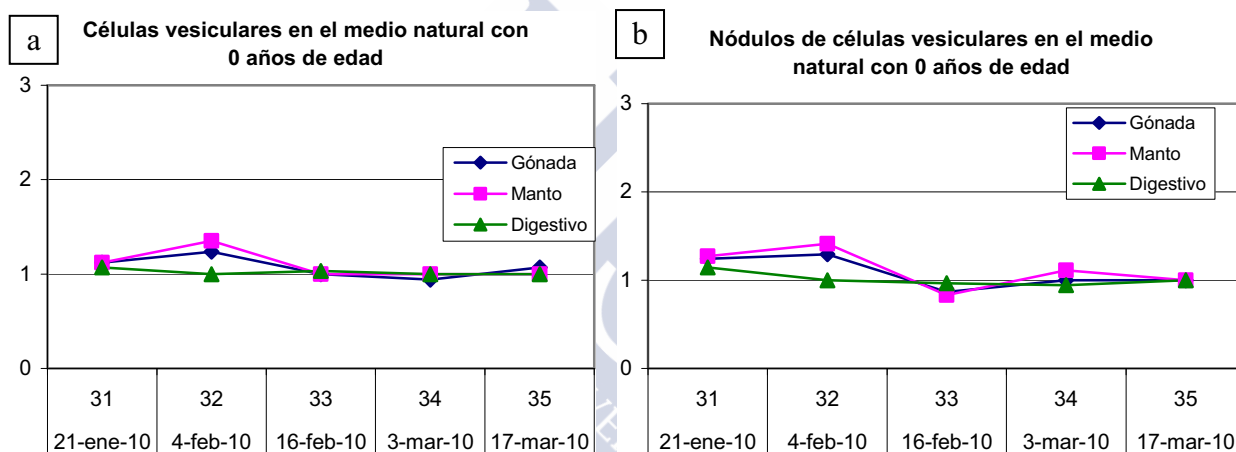


Fig. 11.58. Evolución de la cantidad de células vesiculares (a) y de nódulos de células vesiculares (b) con 0 en el medio natural.

Tanto las reservas, como la generación de estas, se mantienen bajas en el medio natural (Fig. 11.58).

- Gasto reproductor

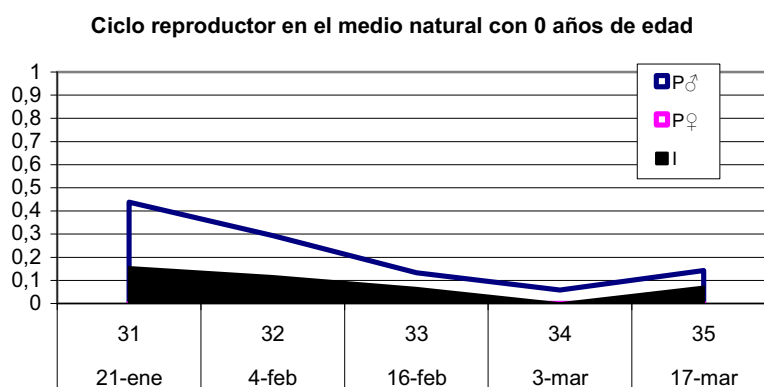


Fig. 11.59. Gasto reproductor con 0 de edad en el medio natural. I: Indeterminado; P♂: Puestas macho; P♀: Puestas hembra.

Como se comentó en ciclo natural (capítulo 8), la actividad gametogénica en invierno es escasa, con lo el gasto reproductor es escaso (Fig. 11. 59).

- Crecimiento somático

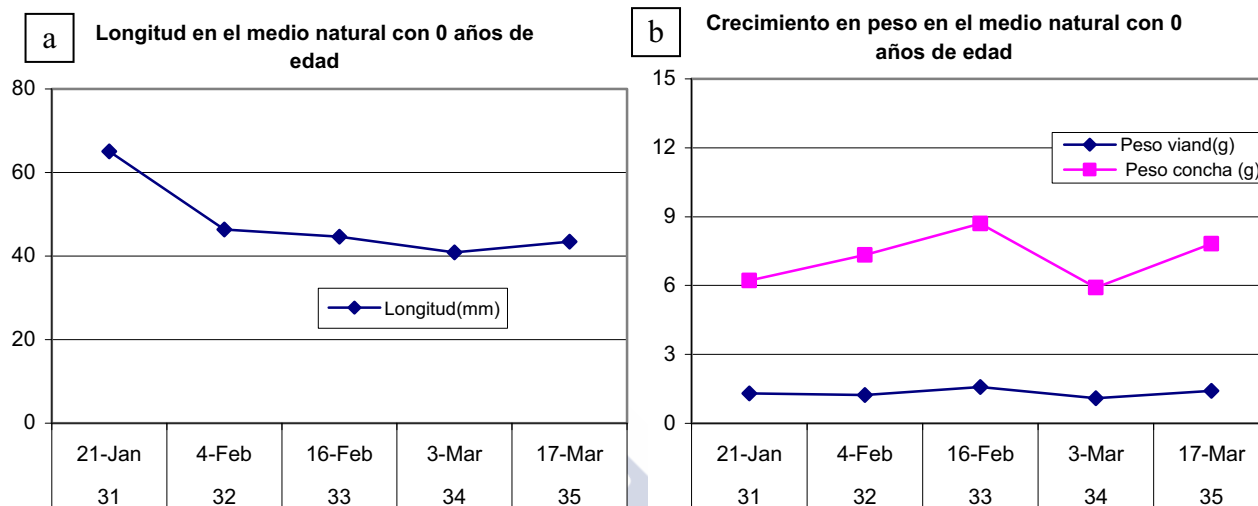


Fig. 11.60. Crecimiento de la población de 0 años de edad en longitud (mm) (a) y peso (g) (b) en el medio natural.

En el medio natural, la longitud no se incrementa, parece que se reduce, pero es porque está sobrevalorado en el primer muestreo. El peso total tampoco se modifica, hay un ligero descenso no significativo. Es decir, en el medio natural no hay gasto significativo en crecimiento somático (Fig. 11.60)

11.3.2 Fotoperiodo 0 horas de luz

- Tejido de reserva

Células vesiculares

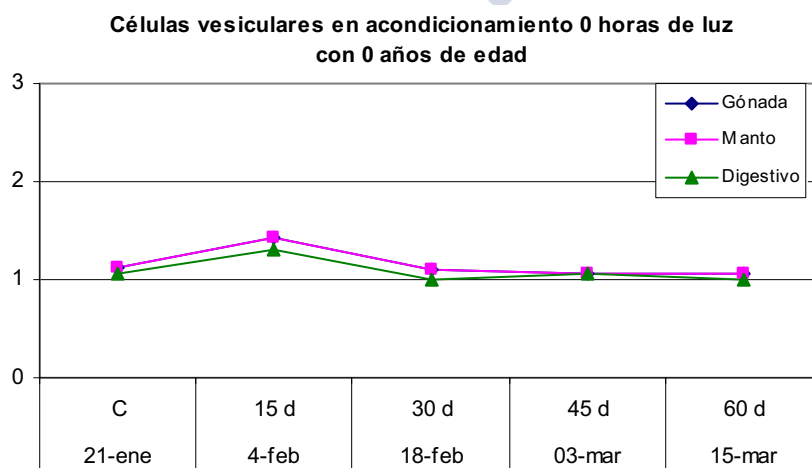


Fig. 11.61. Evolución de la cantidad de células vesiculares con 0 en condiciones de 0 horas de luz. C: Control; d: días.

A 0 horas de luz y alimentación ad libitum (Fig. 11.61), la cantidad de reservas es similar al medio natural (Fig. 11.58.a), ligeramente superior al inicio. Es decir, el consumo de reservas a 0 horas de luz es similar al medio natural.

Nódulos de células vesiculares

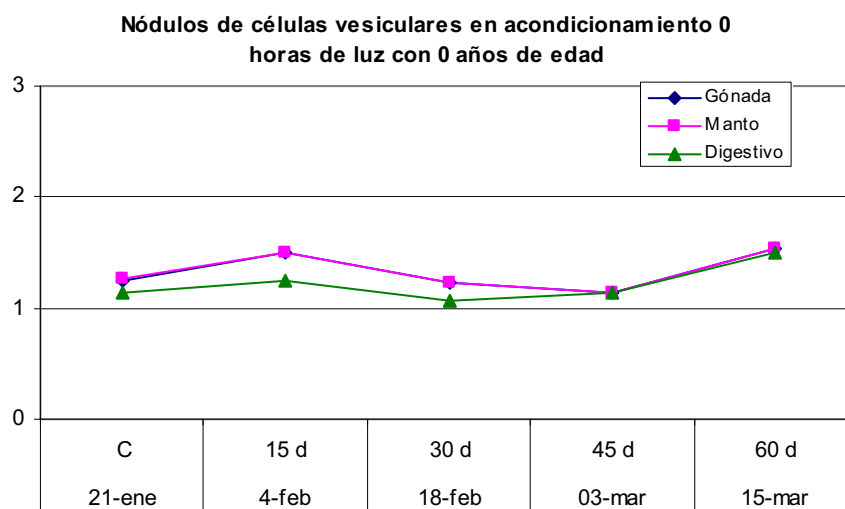


Fig. 11.62. Evolución de la cantidad de nódulos de células vesiculares con 0 años de edad en condiciones de 0 horas de luz. C: Control; d: días.

La generación de reservas a 0 horas de luz (Fig. 11.62), sigue la misma tendencia que en el medio natural (Fig. 11.58.b), siendo ligeramente superior. Es decir, los recursos destinados a crear reservas son un poco mayores que en el medio natural.

- Gasto reproductor

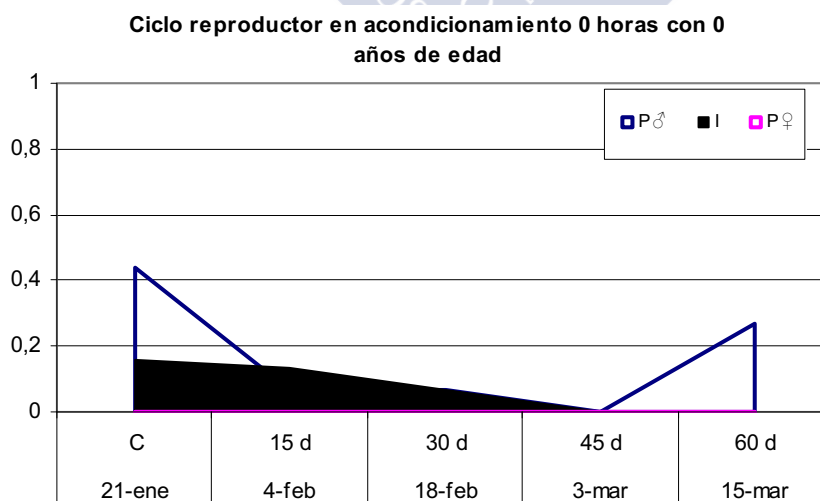


Fig. 11.63. Gasto reproductor con 0 de edad en condiciones de 0 horas de luz. I: Indeterminado; P♂: Puestas macho; P♀: Puestas hembra.

El gasto reproductor es bajo, ya que hay individuos Indeterminados, y las puestas son escasas (Fig. 11.63).

- Crecimiento somático

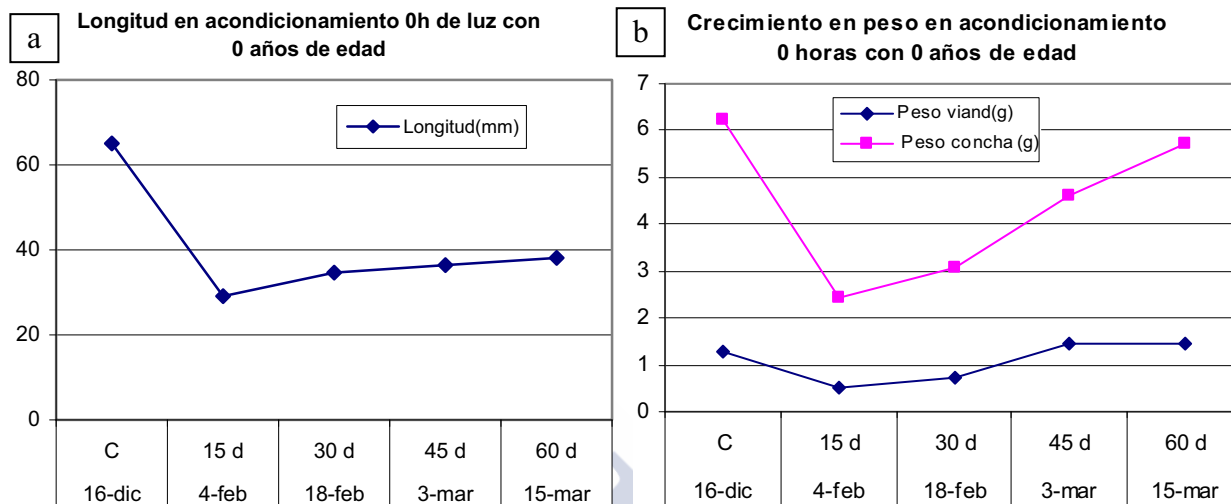


Fig. 11.64. Crecimiento de la población de 0 años de edad en longitud (mm) (a) y peso (g) (b) en condiciones de 0 horas de luz. C: Control; d: días.

En condiciones de 0 horas de luz, se incrementa el gasto en crecimiento somático, ya que se incrementa el peso total, a causa, tanto por un incremento del peso de la vianda como de la concha (Fig. 11.64).

11.3.3 Fotoperiodo 16 horas de luz

- Tejido de reserva

Células vesiculares

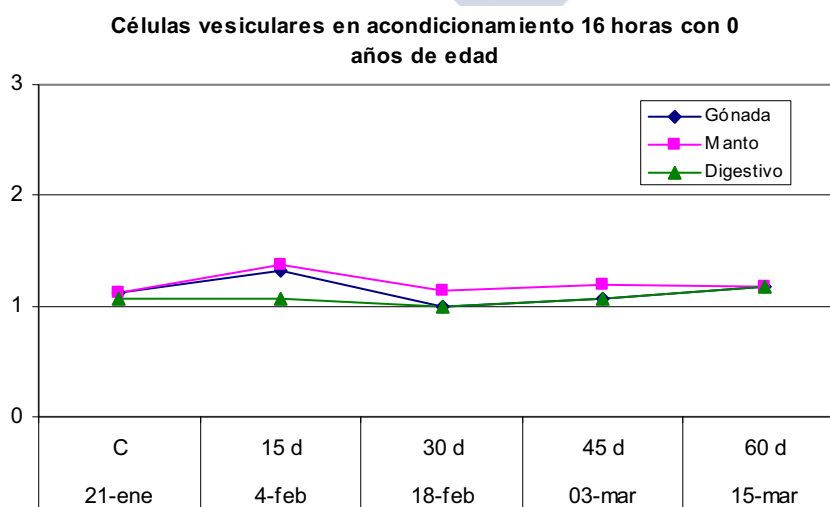


Fig. 11.65. Evolución de la cantidad de células vesiculares con 0 años en condiciones de 16 horas de luz. C: Control; d: días.

A 16 horas de luz (Fig. 11.65), la cantidad de reservas se muy similar, ligeramente superior, al medio natural (Fig. 11.58.a). Esto quiere decir que el consumo de reservas es similar, un poco menor que en el medio natural.

Nódulos de células vesiculares

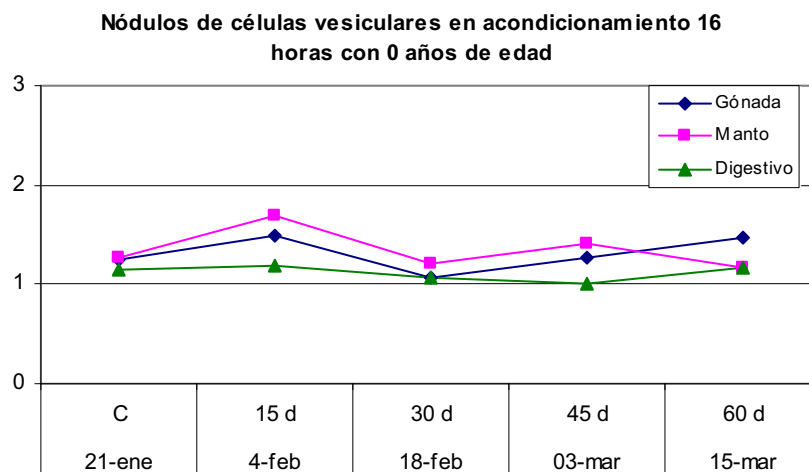


Fig. 11.66. Evolución de la cantidad de nódulos de células vesiculares con 0 años en condiciones de 16 horas de luz. C: Control; d: días.

La generación de reservas es superior al medio natural (Fig. 11.58.b), al inicio y al final del acondicionamiento (Fig. 11.66). Es decir, a 16 horas de luz y alimentación “ad libitum” se destinan más recursos a la creación de reservas, lo que incrementa las reservas. Sin embargo, estas no distan mucho del medio natural, lo que indica que a 16 horas hay mayor génesis y consumo de reservas.

- Gasto reproductor

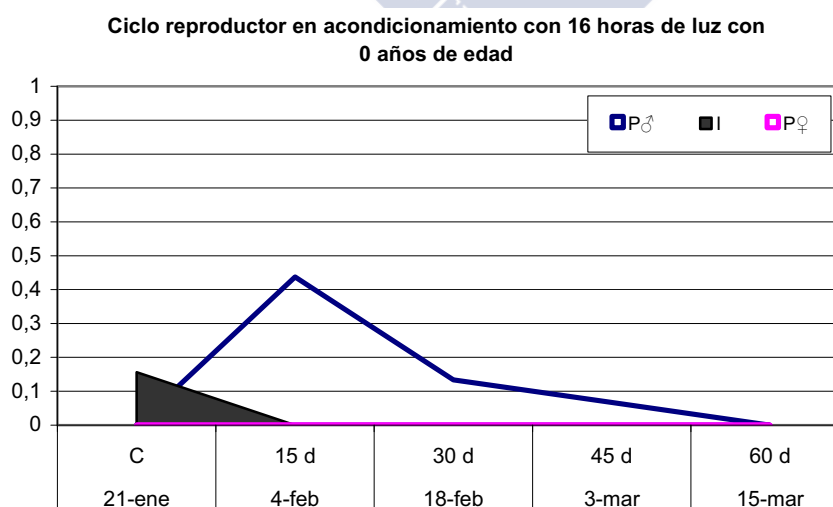


Fig. 11.67. Gasto reproductor con 0 años de edad en condiciones de 16 horas de luz. I: Indeterminado; P♂: Puestas macho; P♀: Puestas hembra; C: Control; d: días.

El gasto reproductor es mayor a 16 horas de luz y alimentación “ad libitum” (Fig. 11.67), que a 0 horas luz (Fig. 11.63), ya que los Indeterminados desaparecen rápidamente y las puestas son mayores.

- Crecimiento somático

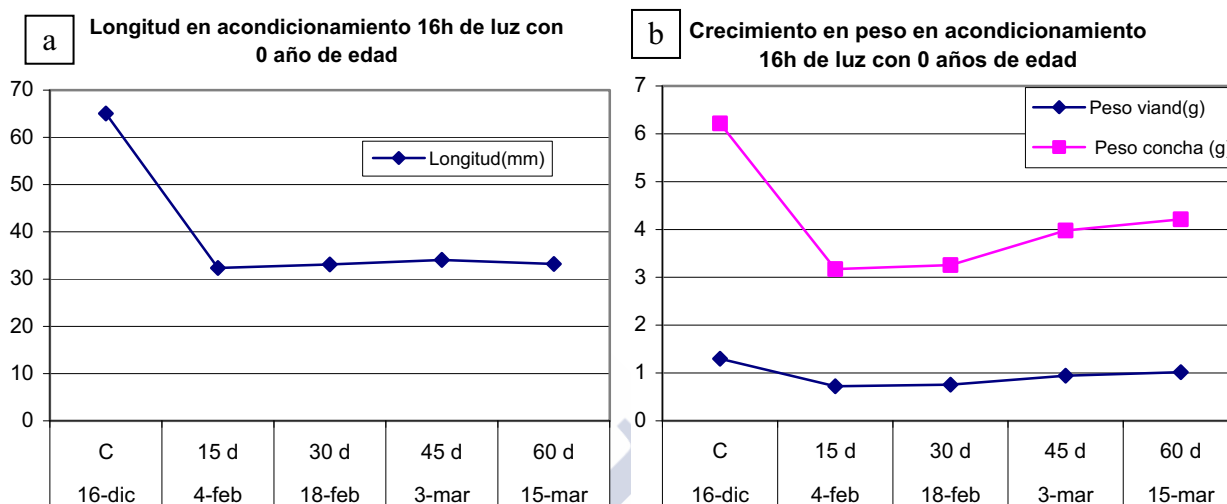


Fig. 11.68. Crecimiento de la población de 0 años de edad en longitud (mm) (a) y peso (g) (b) en condiciones de 16 horas de luz. C: Control; d: días.

Se incrementa muy ligeramente el gasto en crecimiento somático, ya que hay un pequeño aumento de peso, debido, sobretudo al incremento del peso de la concha (Fig. 11.68).

11.3.4 Resumen de los efectos Acondicionamiento 3 sobre el uso y la distribución de los recursos:

0 años		0 horas	16 horas
Reservas	Células vesiculares	-	-
	Nódulos de células vesiculares	~-	~-
Gasto reproductor		-	+
Gasto en crecimiento somático		+	~-

Fig. 11. 69. Tabla resumen del efecto de la ausencia de luz y de 16 horas de luz sobre el gasto energético en animales de 0 años de edad. -: Gasto bajo; ~-: Gato medio-bajo; +: Gasto alto.

En animales de **0 años**, con la gónada en desarrollo, el efecto del fotoperiodo sobre la distribución de los recursos es similar al efecto sobre animales con escaso desarrollo gonadal (epígrafe 11.2)

La distribución sigue los siguientes criterios:

- **Reproducción:** El gasto reproductor depende del **fotoperiodo**, y es mayor en condiciones de fotoperiodo largo.
- El **crecimiento** depende de la **edad**; sin embargo, en este último acondicionamiento, parece mostrar una ligera dependencia de las condiciones ambientales (fotoperiodo), ya que a corto fotoperiodo el crecimiento es mayor; esto puede deberse a que quedan una mayor cantidad de recursos disponibles, ya que el gasto reproductor es menor.
- El **balance de reservas** no muestra dependencia del fotoperiodo, la cantidad y génesis de reservas es similar en ausencia de luz o a fotoperiodo largo. Lo cual demuestra que los recursos que no se destinan a la reproducción en 0 horas, se desvían al **crecimiento**.



11.4. Discusión

Las tres vías son **independientes** y las tres pueden usar **directamente** los recursos.

La **disponibilidad de alimento** es el principal factor de uso y distribución de recursos.

Independientemente de la cantidad de recursos disponibles, el uso de los recursos en las tres vías depende de diferentes factores:

	Factores	Valoración del factor	Cantidad de recursos destinados a la vía
REPRODUCCIÓN	Condiciones ambientales	Desfavorables	-
		Favorables	-
	Edad	0 años	-
		1 año	+
CRECIMIENTO	Edad	0 años	+
		1 año	-
RESERVAS	Disponibilidad de alimento	Baja disponibilidad	-
		Alta disponibilidad	+
	Cantidad de recursos destinados a las otras vías	Baja	+
		Alta	-

Fig. 11.70. Tabla resumen del uso y distribución de los recursos para la reproducción, crecimiento y reservas, y los factores que actúan sobre esta distribución. -: Pocos; +: Muchos

Según la disponibilidad de alimento, la distribución de los recursos varía:

- En condiciones de **alimentación limitada**, pero no limitante, los recursos se distribuyen en las vías con las siguientes preferencias:

			Edad	
			0 años	1 año
Factores ambientales	Temperatura	Desfavorable	Crecimiento	Reservas
		Favorable	Crecimiento y Reproducción	Reproducción
	Fotoperiodo	8 horas o menos	Crecimiento	Reservas
		16 horas o más	Crecimiento y Reproducción	Reproducción

Fig. 11.71. Tabla resumen del destino de los recursos disponibles a distintas condiciones de temperatura, fotoperiodo y edad.

- En condiciones de **alimentación “ad libitum”**, los recursos se distribuyen en las vías con las siguientes preferencias:

			Edad	
			0 años	1 año
Factores ambientales	Temperatura	Desfavorable	Crecimiento y Reservas	Reservas
		Favorable	Crecimiento, Reproducción y Reservas	Reproducción y Reservas
	Fotoperiodo	8 horas o menos	Crecimiento y Reservas	Reservas
		16 horas o más	Crecimiento, Reproducción y Reservas	Reproducción y Reservas

Fig. 11.72. Tabla resumen del destino de los recursos disponibles a distintas condiciones de temperatura, fotoperiodo y edad, con alimentación “ad libitum”.

En conclusión se puede decir, que los **recursos** se distribuyen primero entre la vía de la **reproducción**, según los **factores ambientales** presentes, y el **crecimiento**, según la **edad** del animal. Y los recursos excedentes se van a transformar en reservas.

Por otro lado, la ausencia de luz no inhibe ninguna de las vías, al contrario, favorece el crecimiento (en 0 años de edad) y la generación de reservas, ya que al reducirse el gasto reproductor quedan más recursos disponibles para las otras vías.



1. La gonadogénesis de *Ostrea edulis* tiene dos componentes simultáneos, uno estructural, en la que un sistema de canales tubulares interconectados y discontinuos (Canal Genital) diverticula por su pared fibroblástica, originando folículos gonadales y ampliando el espacio gonadal; y uno celular (gametogénesis), donde 2 células diferenciadas, la espermatogonia 1 y la ovogonia, presentes en la Masa Celular Conjuntiva (MCC), se desarrollan independientemente para originar los gametos masculinos y femeninos.
2. Las series gametogénicas macho y hembra se desarrollan a partir de un reservorio intragonadal de espermatogonias 1 y ovogonias, respectivamente. Las gonias se multiplican por mitosis, que se caracterizan por presentar cromosomas esféricos, mientras que, en la meiosis tienen forma filamentosa. Estas mismas gonias se diferencian por un nucleoplasma oscuro con heterocromatina de alta densidad, en las espermatogonias 1, frente a un nucleoplasma claro con heterocormatina escasa y fibrilar, membrana nuclear marcada y tendencia a adherirse a la pared fibroblastica, en el caso de las ovogonias.
3. Cada espermatogonia 1 y ovogonia se desarrolla independientemente para originar una serie gametogénica (SG) macho y una SG hembra, respectivamente. La espermatogonia 1 se desarrolla mediante proliferación con reducción de tamaño (PRT), que será la unidad estructural y funcional de la espermatogénesis y dará lugar a una bola espermática (1024-4096 espermatozoides), mientras que la ovogonia se desarrolla individualmente o mediante proliferación clonal (PC) y dará lugar a un huevo u ovocito. El desarrollo de la SG hembra es más lento debido a la vitelogénesis.
4. La madurez ovocitaria en *O. edulis* está marcada por la maduración vitelogénica y la maduración meiótica, en la que el ovocito se encuentra en su segunda frenada meiótica, en esta especie en GVBD. En la práctica, estos dos factores serán los que indiquen el momento de la inducción de la puesta hembra.
5. *O. edulis* tiene un reservorio permanente de espermatogonias 1 y ovogonias, con lo que citológicamente siempre será Intersexual; por esta razón se decidió establecer el concepto de clases sexuales, donde los individuos se clasificaban según el número de fases sexuales en desarrollo y su grado de desarrollo; así se establecieron sexos puros, cuando sólo hay una fase sexual en desarrollo e Intersexuales, cuando hay dos fases sexuales en desarrollo, la de mayor grado de desarrollo determinará el sexo del animal; además se establecieron los Cambios de fase sexual donde la fase funcional está en puesta. Las clases sexuales demostraron ser una herramienta útil para plasmar y explicar el comportamiento sexual de *O. edulis*.
6. El Reposo-Restauración (RR) es un estado gonadal de total inactividad gametogénica, y se clasificó según el conocimiento o desconocimiento de la última fase sexual en poner antes del reposo, y de la primera fase sexual en desarrollarse en la restauración.
7. *O. edulis* no es un verdadero cambiador de sexo, ya que cambia de funcionalidad varias veces a lo largo de un mismo ciclo reproductor. Estos cambios de funcionalidad pueden observarse histológicamente en dos puntos, en el RR y en las clases sexuales Cambio de Fase Sexual (CFS). En los dos casos, el cambio de funcionalidad de hembra a macho siempre es efectiva, llega a puesta, mientras que el de macho a hembra, en RR nunca es efectiva, y en CFS dependerá de la edad y las condiciones ambientales.

8. En la práctica, los cambios de funcionalidad se pueden observar en las puestas, y se pueden manipular a través de la edad y las condiciones ambientales. Un descenso de temperatura (menor a 16°C) inhibirá la puesta hembra y los animales pondrán exclusivamente como machos; sin embargo, las puesta macho no se pueden inhibir totalmente, con lo que es difícil obtener puestas hembra exclusivas, pero se pueden favorecer con animales de más edad, en condiciones de temperatura favorables y alimentación “ad libitum”
9. El ciclo reproductor de *O. edulis*, en Santa Pola, va desde principios de otoño hasta finales de verano, y está marcado por un RR inducido por altas temperaturas del agua, pero sobretudo por una escasa disponibilidad de alimento. Este RR es más intenso en la edad de 0 años que en 1 año de edad. Hay otro pico de RR en invierno, aunque de muy baja intensidad, con lo que no se considera marcador de ciclo reproductor.
10. Ambas series gametogénicas tienen una alta estacionalidad, la mayor velocidad de desarrollo aparece en primavera y verano, y la menor en invierno, siendo media en otoño. Así mismo, la fase sexual hembra sufre una mayor estacionalidad, ya que en invierno no hay puestas hembra, y además está afectada por la edad, estando ralentizada en vitelogénesis con 0 años. Este hecho hace que los animales de 0 años sean machos, predominantemente, y en invierno sólo la funcionalidad macho sea efectiva.
11. La disponibilidad de alimento es el factor limitante del desarrollo gametogénico, marcando el RR; y su disponibilidad “ad libitum” permite una mayor maduración de serie gametogénica hembra con 0 años.
12. El fotoperiodo y la temperatura actúan de forma independiente y directamente proporcional sobre la primera y segunda mitad, respectivamente, del desarrollo de ambas series gametogénicas. Así, el fotoperiodo tiene un efecto mitótico, meiótico y vitelogénico y la temperatura tiene un efecto de maduración y puesta.
13. El fotoperiodo corto no es un factor limitante del desarrollo, ya que la ausencia de luz no inhibe el desarrollo; sin embargo, la temperatura si lo es de la fase sexual hembra, ya que a baja temperatura (menor a 16°C) no hay puestas hembra; incluso se considera que sea un factor de atresia ovocitaria.
14. El fotoperiodo, a través de su efecto mitótico, puede atrasar el desarrollo de la primera gónada (8 horas de luz o menos) o adelantarla (16 horas o más), o alterar la entrada en RR. Así, con alimentación “ad libitum”, 0 horas de luz sincronizan los RR, 8 horas los dispersan, 16 horas reduce la entrada en RR y 24 horas elimina el RR.
15. Los factores ambientales no determinan sexo, modifican su visualización a través de las clases sexuales. Así, el fotoperiodo determina las clases sexuales predominantes y la temperatura y la edad su evolución. El fotoperiodo corto, con la ralentización de la mitosis, favorece la predominancia de los sexos puros y los cambios de fase sexuales, mientras que el fotoperiodo largo, por su efecto mitótico, favorece la predominancia de los Intersexuales. La temperatura si podría decirse que determina sexo efectivo, ya que es el factor que limita la puesta hembra.
16. Para la obtención de larvas se recomienda alimentación “ad libitum”, fotoperiodo de 16 horas y temperatura de al menos de 16°C, con animales de 0 años para asegurar la puesta macho y de 1 año o más para asegurar la puesta hembra; y una

alimentación limitada, 8 horas de luz o menos y baja temperatura para el mantenimiento del stock de reproductores.

17. La distribución de los recursos en el medio natural se hace para tres vías independientes, en las cuales tiene preferencia la reproducción, seguido del crecimiento y los excedentes van a reservas. Esta distribución sufre estacionalidad, ya que el gasto reproductor es estacional. A su vez, la edad también afecta a la distribución, ya que los animales de 0 años tienen menor gasto reproductor y mayor crecimiento, mientras que los de más edad tienen menor crecimiento pero mayor gasto reproductor. Así, independientemente de la edad, en primavera y principios de verano se prima la vía reproductora, mientras que en invierno se prioriza el crecimiento y las reservas.
18. El factor que más afecta a la distribución de los recursos es la disponibilidad de alimento, ya que puede inhibir las tres vías. La actividad de la vía reproductora depende de los factores ambientales y de la edad, y el crecimiento de la edad, mientras que las reservas dependen de la actividad de las otras vías y de la disponibilidad de alimento.





Anexo: Parásitos en las poblaciones estudiadas

Como ya se indicó en material y métodos, fue necesario eliminar la población inicial de 2 años, debido al elevado impacto del parásito *Bucephalus spp.* (Fig. A.3). En las poblaciones de 1 o 0 años, la proporción de individuos infestados es mucho menor, presentando ligeras fluctuaciones estacionales, con un descenso en invierno y finales de primavera.

Lo que si está claro es que *Bucephalus* siente más afinidad por las ostras de más edad (Fig. A.1).

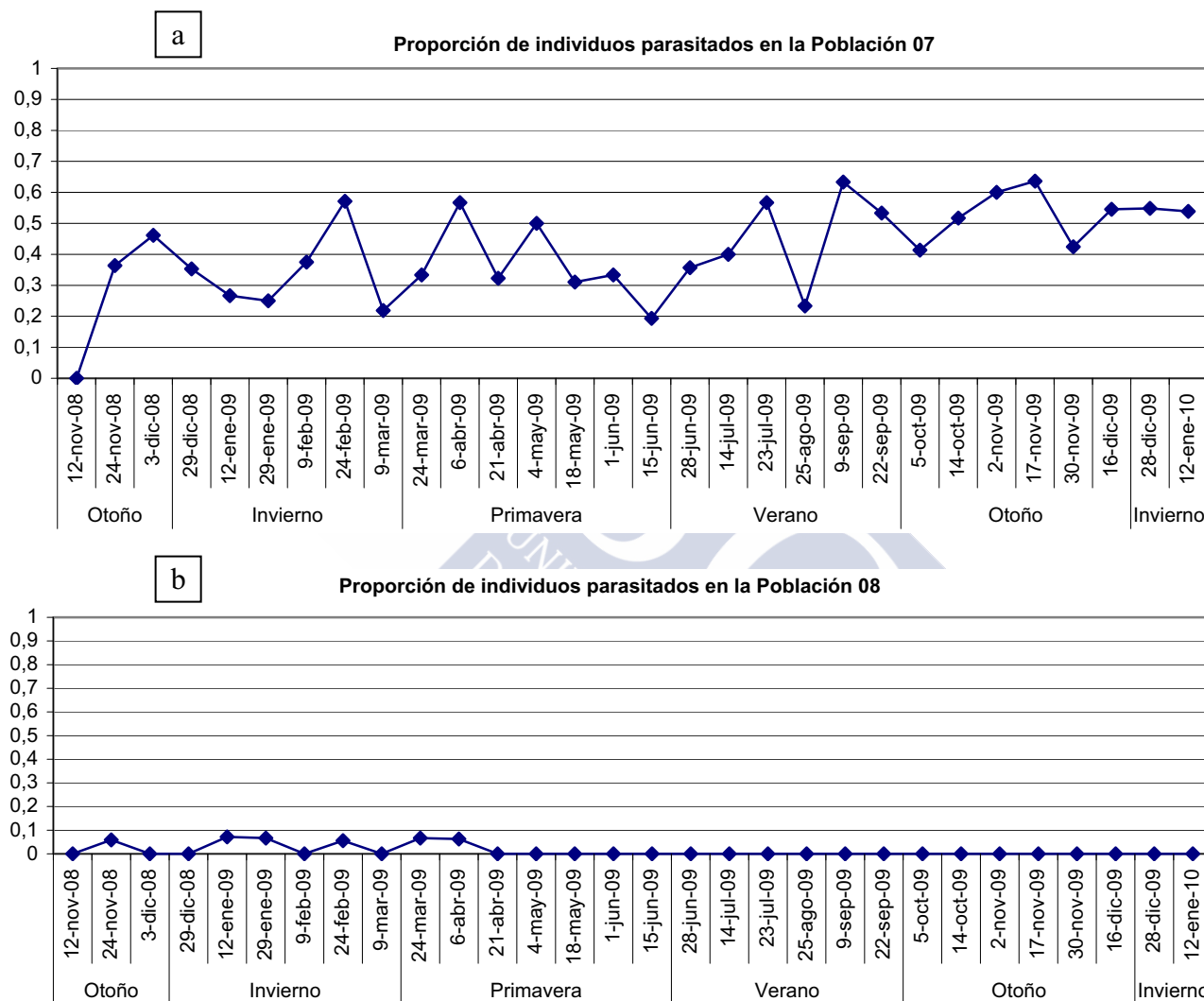


Fig. A.1.a. Proporción de individuos de la población 07 infestados por *Bucephalus spp.* Desde el 12 de Noviembre hasta Julio son ostras de 1 año, a partir de Julio tienen 2 años desde la fijación. b. Proporción de individuos de la población 08 infestados por *Bucephalus spp.* Desde el 12 de Noviembre hasta Julio son ostras de 0 años, a partir de Julio tienen 1 año.

También se puede observar que en el segundo otoño de las gráficas (Fig. A.1), correspondientes al año 2009, hay una menor infestación, sobretodo teniendo en cuenta que los animales tienen un año más que el otoño anterior, es decir, la población 07 tiene 2 años y la población 08 tiene 1. Esto posiblemente se deba a una variación de las condiciones ambientales o de la condición de los animales en el medio.

Bucephalus no detiene totalmente el desarrollo gametogénico de *O. edulis*, pero lo reduce drásticamente, con lo que es posible determinar el sexo de las ostras parasitadas.

Respecto a la clase sexual de los individuos parasitados (Fig. A.2), en este estudio se observó que el parásito tiene una mayor afinidad por la clase sexual Hembra pura (Fig. A.2, 12-ene-09), así como por las ostras en Reposo-Restauración. Se desconoce el motivo de este comportamiento. La preferencia hacia los Reposo- restauración posiblemente sea porque en este estado se produce un incremento de las reservas, y la infestación por *Bucephalus* reduce el tejido conjuntivo interfolicular, por desgaste nutricional; este hecho se demostró en *Perna perna* (García y Magalhaes, 2008). La afinidad por las Hembras posiblemente también sea por un factor de mejor estado nutricional, aunque para determinarlo sería necesario llevar a cabo estudios específicos con el parásito.

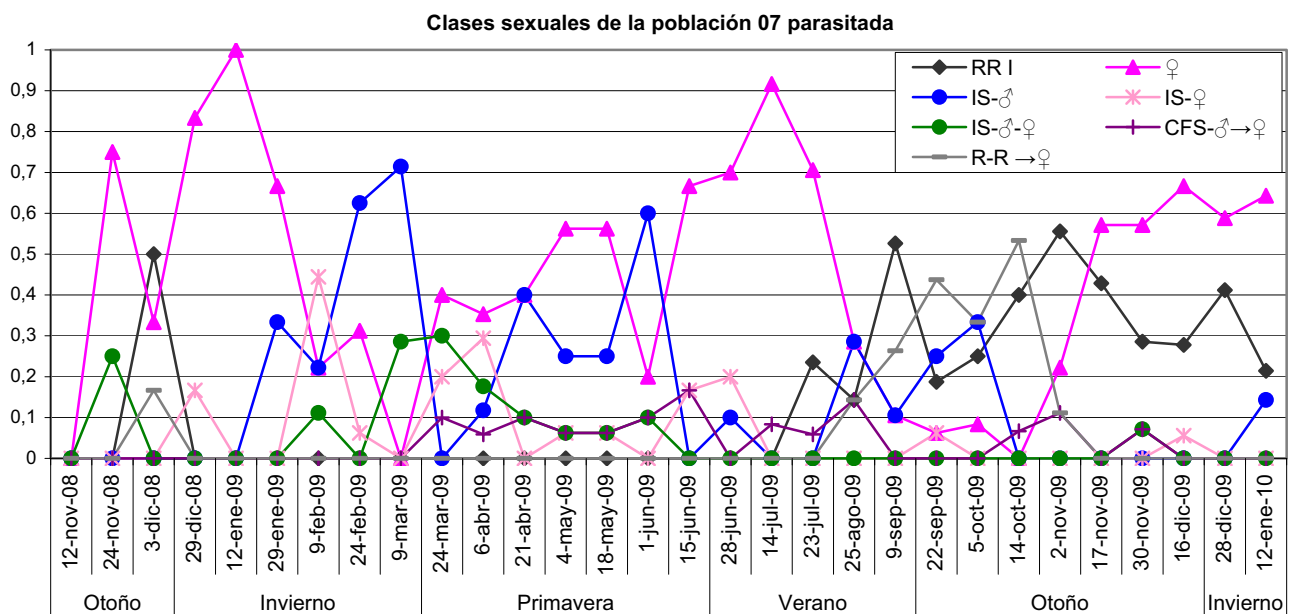
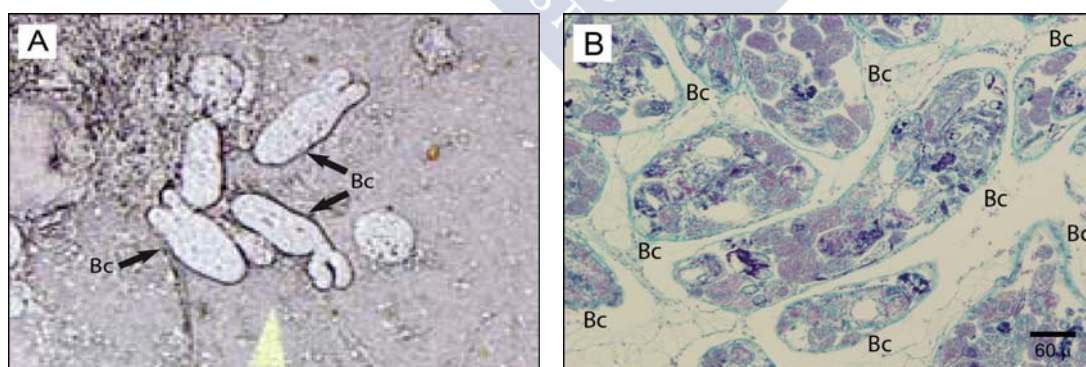


Fig. A.2. Clases sexuales a la que pertenecen los individuos infestados de *Bucephalus* spp.



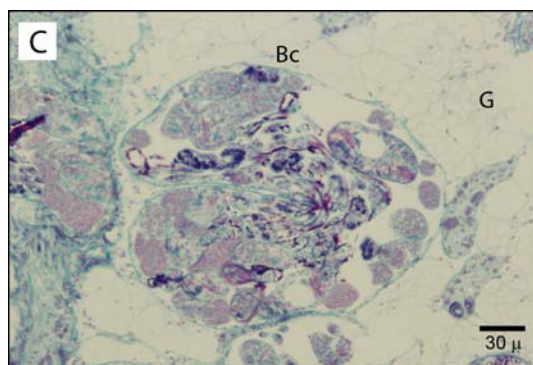


Fig. A.3. A. Imagen a microscopio óptico de frotis sin tinción de *Ostrea edulis* donde se encontraron cercarias de *Bucephalus spp.* B y C. Corte histológico de *Bucephalus spp.* en *O. edulis*.

Aparte del *Bucephalus spp.* (Fig. A.3), como ya se indicó en la introducción, también se vio que las ostras de las poblaciones estudiadas, ocasionalmente también presentaban *Marteilia* (Fig. A.4). Sin embargo, no se detectó ningún efecto de este parásito sobre el ciclo reproductor de la ostra plana.

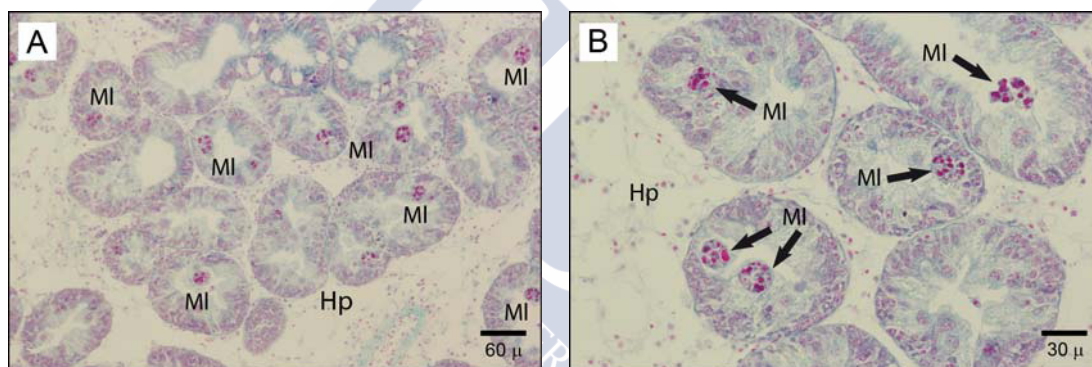


Fig. A.4. A. Hepatopáncreas de ostra plana parasitada con *Marteilia*. B. Detalle de hepatopáncreas de ostra plana parasitada con *Marteilia*.



Webgrafía

<http://www.aemet.es/es/portada>

<http://www.fao.org/fishery/aquaculture/es>

<http://www.juntadeandalucia.es/medioambiente/site/web/rediam/>

<http://es.wikipedia.org/wiki/Wikipedia:Portada>



Bibliografía

- Balbani, E. G. (1864). Sur la constitution du germe dans l'oeuf animal avant la fecundation. *C. R. Hebd. Seances Acad. Sci.*, D **58**: 584.
- Barber, B.J., Blake, N.J. (1991). Reproductive physiology. In: S. E. Shumway, editor. *Scallops: biology, ecology and aquaculture*. Elsevier, Amsterdam, pp. 377–428.
- Bayne, B. L., Worrall, C. M. (1980). Growth and Production of Mussels *Mytilus edulis* from Two Populations. *Marine Ecology Progress Series*, **3**: 317- 328.
- Cardoso, J. F. M. F., Langlet, D., Loff, J. F., Martins, A. R., Wittw, J. IJ., Santos, P. T., Van der Veer, H. W. (2007). Spatial variability in growth and reproduction of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793) along the west European coast. *Journal of Sea Research*, **57** (4): 303- 315.
- Chaparro, O.R., Matus, P.R., Thompson, R.J., Segura, C.J., Pardo, L.M., Cubillos, V.M. (2008). Gametic, morphometric, and physiological variables influencing clutch size in the Chilean oyster, *Ostrea chilensis* (Philippi, 1845). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **359**: 18-25.
- Charnov, E.L. (1982). The theory of Sex Allocation. *Princeton University Press*, New Jersey.
- Chávez-Villalba, J., Barret, J., Mingant, C., Cochard, J.C., Le Pennec. M. (2002). Autumn conditioning of the oyster *Crassostrea gigas*: A new approach. *Aquaculture*, **210**: 171-186.
- Chávez-Villalba, J., Cochard, J.C., Pennec, M., Barret, J., Enríquez-Díaz, M., Cáceres-Martínez, C. (2003). Effects of temperature and feeding regimes on gametogenesis and larval production in the oyster *Crassostrea gigas*. *J. Shellfish Res.*, **22**: 721-731.
- Chávez-Villalba, J., Hernández-Ibarra, A., López-Tapia, M.R., Mazón-Suástegui, J.M. (2008). Prospective culture of the Cortez oyster *Crassostrea corteziensis* from northwestern Mexico: growth, gametogenic activity, and condition index. *J. Shellfish Res.*, **27**: 711-720.
- Cifuentes, J. L., Torres-García, M. P. y Frías, M., 2006. El océano y sus recursos XI. Acuicultura.
- Ciocan, C.M., Puinean, M.A., Cubero-León, E., Hill, E.M., Minier, C., Osada, M., Itoh, N., Rotchell, J.M. (2010). Endocrine disruption, reproductive cycle and pollutants in blue mussel *Mytilus edulis*. En: *Interdisciplinary Studies on Environmental Chemistry–Biological Responses to Contaminants* (Eds: N. Hamamura, S. Suzuki, S. Mendo, C.M. Barroso, H. Iwata, S. Tanabe, pp. 121-126. Editorial Terrapub.
- Coe, W. R. (1931). Spermatogenesis in the california oyster (*Ostrea lurida*). *Biological Bulletin*, **61**: 309-315.
- Coe, W.R. (1932a). Development of gonads and the sequence of sexual phases in the California Oyster (*Ostrea lurida*). *Bulletin of the Scripps Institution of Oceanography*, **3** (6): 119-144.
- Coe, W.R. (1932b). Sexual phases in the American oyster (*Ostrea virginica*). *Biological Bulletin*, **63** (3): 419-441.
- Coe, W.R. (1934). Alternation of Sexuality in Oysters. *The American Naturalist*, **68** (716): 236-251.
- Coe, W.R. (1943a). Development of the primary gonads and differentiation of sexuality in *Teredo navalis* and other pelecypod mollusks. *Biological Bulletin*, **84** (2): 178-186.

- Coe, W.R. (1943b). Sexual differentiation in mollusks. I. Pelecypods. *The Quarterly Review of Biology*, **18** (2): 154-164.
- Cole, H.A. (1941). The fecundity of *Ostrea edulis*. *Journal of the Marine Biological Association*, **25**: 243-260.
- Cole, H. A. (1942). Primary sex-phases in *Ostrea edulis*. *Quarterly Journal of Microscopical Science*, **83**: 317-356.
- Croll, R. P., Wang, C. (2007). Possible roles of sex steroids in the control of reproduction in bivalve molluscs. *Aquaculture*, **272**: 76-86.
- Da Costa, N. (2008). Identificação e ciclo de vida de *Bucephalus margaritae* Ozaki e Ishibashi, 1934 (Digenea, Bucephalidae) do litoral de Santa Catarina, Brasil. Tesis doctoral. Centro de ciências agrárias. Departamento de Aquicultura. Universidade federal de Santa Catarina
- Da Silva, P. M., Magalhaes, A. R. M., Barracco, M. A. (2002). Effects of *Bucephalus* spp. (Trematoda: Bucephalidae) on *Perna perna* mussels from a culture in Ratones Grande Island, Brazil. *Journal of Invertebrate Pathology*, **79**: 154- 162
- Da Silva, P. M. (2005). Evaluación de la susceptibilidad a enfermedades, capacitación inmunológica y caracteres productivos en poblaciones de Ostra plana *Ostrea edulis* de origen geográfico diverso. Tesis doctoral. Centro de Investigaciones Mariñas (CIMA).
- Da Silva, P.M., Fuentes, J., Villalba, A. (2009). Differences in gametogenic cycle among strains of the European flat oyster *Ostrea edulis* and relationship between gametogenesis and bonamiosis. *Aquaculture*, **287**: 253-265.
- Davis, H. C. and Hanley, P. E. (1956). Spawning and production of oysters and clams. *Biological Bulletin*, **110** (2): 117- 128.
- Delaporte, M.; Soudant, P.; Lambert, C.; Moal, J., Pouvreau, S. and Samain, J.F. (2006). Impact of food availability on energy storage and defense related hemocyte parameters of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* during an experimental reproductive cycle. *Aquaculture*, **254** (1- 4): 571- 582
- Delgado M. y Pérez A. (2005). Histological study of the gonadal development of *Ruditapes decussatus* (L.) (Mollusca: Bivalvia) and its relationship with available food. *Scientia Marina*, **69** (1); 87-97.
- De Smedt, V., Szöllösi, D., Kloc, M. (2000). The Balbiani Body: Asymmetry in the Mammalian Oocyte. *Genesis*, **26**: 208- 212.
- Dorange, G. and Le Pennec, M. (1989). Ultrastructural study of oogenesis and oocytic degeneration in *Pecten maximus* from the Bay of St. Brieuc. *Marine Biology*, **103**: 339- 348.
- Duinker, A., Saout, C., Paulet, Y.M. (1999). Effect of photoperiod on conditioning of the great scallop. *Aquaculture International*, **7**: 449-457.
- Eckelbarger, K.J., Davis, C.V. (1996a). Ultrastructure of the gonad and gametogenesis in the eastern oyster, *Crassostrea virginica*. I. Ovary and oogenesis. *Marine Biology*, **127**: 79-87.
- Eckelbarger, K.J., Davis, C.V. (1996b). Ultrastructure of the gonad and gametogenesis in the eastern oyster, *Crassostrea virginica*. II. Testis and spermatogenesis. *Marine biology*, **127**: 89-96.
- Espinosa, J., Silva-Salvado, S. & García-Martín, Ó. (2015). 11. Global climate change profile and its possible effects on the reproductive cycle, sex expression and sex change of shellfish as marine

toxins vectors. *Climate Change and Marine and Freshwater Toxins* (pp. 359-416). Berlin, Boston: DE GRUYTER. Retrieved 17 Sep. 2015, from <http://www.degruyter.com/view/books/9783110333596/9783110333596-013/9783110333596-013.xml>

Extavour, CG., Akam, M. (2003). Mechanisms of germ cell specification across the metazoans: epigenesis and preformation. *Development*, **130**: 5869- 5884.

Fabioux, C. (2004a). Origine et développement des cellules germinales chez l'huître *Crassostrea gigas*: intérêt pour le contrôle de la reproduction en éclosion. Tesis Doctoral. Université de Bretagne Occidentale-Brest (Francia). 199 pp.

Fabioux, C., Pouvreau, S., Le Roux, F., Huvet, A. (2004b). The oyster vasa-like gene: a specific marker of the germline in *Crassostrea gigas*. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, **315** (4): 897-904.

Fabioux, C., Huvet, A., Lelong, C., Robert, R., Pouvreau, S., Daniela, J.Y., Minguanta, C., Le Pennec, M. (2004c). Oyster vasa-like gene as a marker of the germline cell development in *Crassostrea gigas*. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, **320** (2): 592-598.

Fabioux, C., Huvet, A., Le Souchu, P., Le Pennec, M., Pouvreau, S. (2005). Temperature and photoperiod drive *Crassostrea gigas* reproductive internal clock. *Aquaculture*, **250** (1-2): 458-470.

Fao, 2006. El estado mundial de la pesca y la acuicultura. Departamento de pesca y acuicultura de la fao. Organización de las naciones unidas para la agricultura y la alimentación. Roma, 2007.

Fernandes, D., Loi, B., Porte, C. (2011). Biosynthesis and metabolism of steroids in molluscs. *Journal of Steroid Biochemistry & Molecular Biology*, **127** : 189-195.

Franco, A., Heude Berthelin, C, Goux, D., Sourdain, P. and Mathieu, M. (2008). Fine structure of the early stages of spermatogenesis in the Pacific oyster, *Crassostrea gigas* (Mollusca, Bivalvia). *Tissue and Cell*, **40**. 251- 260.

Frank, S. A., Swingland, I.R. (1988). Sex ratio under conditional sex expression. *J. Theor. Biol.*, **135**: 415-418.

Gabbott, P.A., Peek, K. (1991). Cellular biochemistry of the mantle tissue of the mussel *Mytilus edulis* L. *Aquaculture*, **94** (2-3): 165-176.

Gallardo, C.S. (1987). Estrategias reproductivas en invertebrados marinos bentónicos con especial referencia a moluscos; un enfoque global del problema y sus perspectivas. *Memorias II Congreso Latinoamericano sobre ciencias del mar*. Vol. II, pp. 381-389. Lima, Perú.

Gallardo, C.S. (1989). Patrones de reproducción y ciclo vital en moluscos marinos bénticos; una aproximación ecológica evolutiva. *Medio Ambiente*, **10**: 25-35.

Galtsoff, P. G. (1938). Physiology of reproduction of *Ostrea anadara trapezicia sydney*. *The Biological Bulletin*, **74**: 461- 486.

Galtsoff, P.S., Philpott, D.E. (1960). Ultrastructure of the spermatozoon of the oyster *Crassostrea virginica*. *J. Ultrastruct. Res.*, **3**: 241-253.

Galtsoff, P.S. (1964). The American oyster, *Crassostrea virginica* Gmelin. *Fishery Bulletin of the Fish Wildlife Service (United States)*, **64**: 1-480.

- García, P. and Magalhaes, A. R. M. (2008). Protocolo de identificação de bucefalose (enfermidade laranja) em mexilhões *Perna perna*. B. Inst. Pesca, São Paulo, **34** (1): 11- 19
- Ghiselin, M.T. (1969). The evolution of hermaphroditism among animals. *The Quarterly Review of Biology*, **44** (2): 189-208.
- Gleisner, A. (1981). Ciclo reproductivo y desarrollo larval de *Ostrea chilensis* Philippi (Bivalvia, Ostreidae) en el estuario Quempillén, Chile. Thesis, Universidad Austral de Chile, Valdivia.
- Gomori, G. (1950). Sources of error in enzymatic histochemistry. *Journal Lab. Clin. Med.* **35** (5): 802-9.
- Greenstein, D. (2005). Control of oocyte meiotic maturation and fertilization (December 28, 2005), WormBook, ed. *The C. elegans Research Community*, WormBook, <http://www.wormbook.org>.
- Guo, X., Hedgecock, D., Hershberger, W.K., Cooper, K., Allen, S.K.J. (1998). Genetic determinants of protandric sex in the Pacific oyster, *Crassostrea gigas* Thunberg. *Evolution*, **52**: 394-402.
- Hadfield, A. J. y Anderson, D. T., 1988. Reproductive cycles of the Bivalve Molluscs *Anadara Trapezia* (Deshayes), *Venerupus crenata* Lamarck and *Amonia descripta* Iredale in the Sydney Region. *Austr. J. Mar. Freshwater Res.*, Vol. **39**, pp. 649- 660.
- Hayes, P. F. y Menzel, R. W. (1981). The reproductive cycle of early setting *Crassostrea virginica* (Gmelin) in Northern Gulf of Mexico, and its implications for population recruitment. *Biology Bull.*, **160**: 80- 88.
- Heath, D. J. (1976). Simultaneous hermaphroditism; cost and benefit. *J. Theor. Biol.*, **64**: 363-373.
- Hofman, E.E., Klinck, J.M., Powell, E.N. (1992). Modeling oyster populations. 3. Critical feeding periods, growth and reproduction. *Journal of Shellfish Research*, **11**: 399-416.
- Honkoop, P. J. C. (2003). Physiological costs of reproduction in the Sydney rock oyster *Saccostrea glomerata*. *Oecologia* **135**: 176- 183.
- Hopkins, A. E., 1936. Ecological observations on spawning and early larval development in the Olympia oyster (*Ostrea lurida*). *Ecology*, Vol. **17**, No. 4 (Oct., 1936), pp. 551-566.
- Iglesias, P. (2012). Estudio de la reproducción y reclutamiento de los pectínidos de interés comercial de las rías gallegas. Tesis Doctoral. Universidad de Santiago de Compostela. España.
- Janer, G., Porte, C. (2007). Sex steroids and potential mechanisms of non-genomic endocrine disruption in invertebrates. *Ecotoxicology*, **16**:145-160.
- Jianbin Ni, Zhen Zeng, Caihuan Ke. (2013). Sex steroid levels and expression patterns of estrogen receptor gene in the oyster *Crassostrea angulata* during reproductive cycle. *Aquaculture*, **376-379**: 105-116.
- Kasyanov, V. L. (2001). Reproductive strategies of marine bivalves and echinoderm. Enfield, NH: Science Publishers. 229 pp.
- Ketata, I., Guermazi, F., Rebai, T., Hamza-Chaffai, A. (2007). Variation of steroid concentrations during the reproductive cycle of the clam *Ruditapes decussatus*: a one study in the gulf of Gabès area. *Comp. Biochem. Physiol. A.*, **147**: 424-431.

- Kloc M., Bilinski S., Dougherty MT., Brey EM., Etkin LD. (2004a). Formation, architecture and polarity of female germ line cyst in *Xenopus*. *Development Biology*, **266**: 43- 61.
- Kloc M., Bilinski S., Etkin LD. (2004b). The Balbiani body and germ cell determinates: 150 years later. *Curr Top Development Biology*, **59**: 1- 36.
- Lafont, R., Mathieu, M. (2007). Steroids in aquatic invertebrates. *Ecotoxicology*, **16**: 109-130.
- Lango-Reynoso, F. (1999). Détermination de la sexualité chez l'huître *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793). Doctoral Thesis, Université de Bretagne Occidentale, Brest, France. 176 pp.
- Le Curieux-Belfond, O., Moslemi, S., Mathieu, M., G. E. Seralini, G.E. (2001). Androgen metabolism in oyster *Crassostrea gigas*: evidence for 17 beta-HSD activities and characterization of an aromatase-like activity inhibited by pharmacological compounds and a marine pollutant. *J. Steroid Biochem.*, **78**:359-366.
- Lenoir, F., Robbins, I., Mathieu, M., Lubet, P., Gabbot, P.A. (1989). Isolation, characterization and glucose metabolism of glycogen cells (= vesicular connective-tissue cells) from the labial palps of the marine mussel *Mytilus edulis*. *Marine Biology*, **101** (4): 495-501.
- Li, Q., Osada, M., Suzuki, T., Mori, K. (1998). Changes in vitellin during oogenesis and effect of estradiol-17 β on vitellogenesis in the Pacific oyster *Crassostrea gigas*. *Invertebr. Reprod. Dev.*, **33**: 87-93.
- Loosanoff, V.L. (1962) Gametogenesis and spawning of the European oyster *O. edulis*, in waters of Maine. *Biological Bulletin*, **122** (1): 86-94.
- Lubet, P., Allarakh, C. (1981). Experimental studies on the sexual differentiation in some pectinid mollusc (Lamellibranchs). *Arch. Anat. Microsc. Morphol. Exp.*, **70**(1): 47-58.
- Mallet, A. L. and Carver, C. E. (2009). The effect of photoperiod on the reproductive development of the northern bay scallop, *Argopecten irradians irradians*. *Journal of experimental marine biology and ecology*, **374**: 128- 133.
- Maneiro, V. (2008). Efecto combinado del fotoperiodo y la temperatura en el acondicionamiento de *Ostrea edulis* L. 1758. Tesis doctoral. Instituto de Acuicultura. Universidad de Santiago de Compostela.
- Mann, R. (1979). Some biochemical and physiological aspects of growth and gametogenesis in *Crassostrea gigas* and *Ostrea edulis* grown at sustained elevated temperatures. *J. Mar. Biol. Assoc. Uk*, **59**: 95-110.
- Margulis, L., Sagan, D. (1998). ¿Qué es el sexo?. *Tusquets Editores*, S.A., Barcelona (España).
- Martínez, G., Aguilera, C., Mettifogo, L. (2000). Interactive effects of diet and temperature on reproductive conditioning of *Argopecten purpuratus* broodstock, *Aquaculture* **183**: 149- 159.
- Massapina, C., Joaquim S., Matias, D., Devauchelle N. (1999). Oocyte and embryo quality in *Crassostrea gigas* (Portuguese strain) during a spawning period in Algarve, South Portugal. *Aquatic living Resourch*, **12**: 327- 333
- Masui, Y., Clarke, H.J. (1979). Oocyte maturation. *Int. Rev. Cytol.*, **57**: 185-282.
- Masui, Y. (1985). Meiotic arrest in animal oocytes. In: *Biology of Fertilization* (Academic Press, Florida), pp. 189-219.

- Masui, Y. (2001). From oocyte maturation to the in vitro cell cycle: the history of discoveries of maturation-promoting factor (MPF) and cytotstatic factor (CSF). *Differentiation*, **69**: 1-17.
- Mathieu, M., Lubet, P. (1993). Storage tissue metabolism and reproduction in marine bivalves—a brief review. *Invertebrate Reproduction & Development*, **23** (2-3): 123-129.
- Matozzo, V., Gagné, F., Marin, M.G., Ricciardi, F., Blaise, F.R. (2008). Vitellogenin as a biomarker of exposure to estrogenic compounds in aquatic invertebrates: A review. *Environment International*, **34**: 531-545.
- Matsumoto, T., Osada, M., Osawa, Y., Mori, K. (1997). Gonadal estrogen profile and immunohistochemical localization of steroidogenic enzymes in the oyster and scallop during sexual maturation. *Comp. Biochem. Phys. B*, **118**: 811-817.
- Matsumoto, T., Nakamura, A. M., Mori, K., Kayano, T. (2003). Molecular characterization of a cDNA encoding putative vitellogenin from the pacific oyster *Crassostrea gigas*. *Zoological Science*, **20** (1): 37-42.
- Mayr, E. (2001). What Evolution Is. *Basic Books*, New York (USA).
- Mehlmann, L. M. (2005). Stops and starts in mammalian oocytes: recent advances in understanding the regulation of meiotic arrest and oocyte maturation. *Reproduction*, **130**: 791-799.
- Morriconi, E., Calvo, J. (1983). Diferentes modalidades reproductivas en *Ostrea puelchana* de dos localidades cercanas (Golfo San Matías, Río Negro, Argentina). *VIII Symposium of Latinoamerican Oceanography and Biology*, Montevideo, Uruguay, pp. 117 (Abstract).
- Navarro, E., Iglesias, J. I. P., Larrañaga, A. (1989). Interannual variation in the reproductive cycle and biochemical composition of the cockle *Cerastoderma edule* from Mundaca Estuary (Biscay, North Spain). *Marine Biology*, **101**: 503- 511.
- Nelson, T. C. (1928). Relation of spawning of the oyster to temperature. *Ecology*, **9** (2): 145- 154.
- Nicolas, J-M. (1999). Vitellogenesis in fish and the effects of polycyclic aromatic hydrocarbon contaminants. *Aquatic Toxicology*, **45**: 77-90.
- Ó Foighil, D. and Taylor, D. J. (2000). Evolution of parental care and ovulation behaviour in oysters. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. Vol. **15**, No. 2, May, pp. 301- 313.
- Orton, J.H. (1927). Observations and Experiments on Sex-Change in the European Oyster (*O. edulis*): Part I. The Change from Female to Male. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **14** (4): 967-1045.
- Orton, J.H. (1931). Observations and Experiments on Sex-Change in the European Oyster (*O. edulis*): Part II: On the Gonad of Egg-Spawning Individuals. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **17** (2): 315-318.
- Orton, J.H. (1933). Observations and Experiments on Sex-Change in the European Oyster (*O. edulis*): Part III: On the Fate of Unspawned Ova. Part IV. On the Change from Male to Female. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **19** (1): 1-53.
- Osada, M., Takamura, T., Sato, H., Mori, K. (2003). Vitellogenin synthesis in the ovary of scallop, *Patinopecten yessoensis*: control by estradiol-17 β and the central nervous system. *Journal of Experimental Zoology*, **299A**: 172-179.

- Osada, M., Harata, M., Kishida, M., Kijima, A. (2004). Molecular cloning and expression analysis of vitellogenin in scallop, *Patinopecten yessoensis* (Bivalvia, Mollusca). *Molecular Reproduction and Development*, **67**: 273-281.
- Pascual, M.S., Iribarne, O.O., Zampatti, E.A., Bocca, A.H. (1989). Female-male interaction in the breeding system of the Puelche oyster *Ostrea puelchana* d'Orbigny. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **132**: 209-219.
- Perkins, F. Ultrastructure of sporulation in the European flat oyster pathogen, *Marteilia refringens*-Taxonomic implications. *Journal of Protozoology*, **23** (1), **64-74**.
- Polanco, E., Guerra, A., Díaz- Obregón, E., Ledesma, F., Fernández, J. M., Trespalacios, J. A., da Silva, J., Luna, L., Corral, M.L., Ruesga, S. M., Iglesias, V. (2002). Impulso, Desarrollo y Potenciación de la Ostricultura en España. Publicación de la FAO.
- Policansky, D. (1982). Sex change in plants and animals. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **13**: 471-495.
- Pouvreau S., Jonquières, G., Buestel, D. (1999). Filtration by the pearl oyster, *Pinctada margaritifera*, under conditions of low seston load and small particle size in a tropical lagoon habitat. *Aquaculture*, **176**: 295-314.
- Pouvreau, S., Bacher, C., Héral, M. (2000a). Ecophysiological model of growth and reproduction of the black pearl oyster, *Pinctada margaritifera*: potential applications for pearl farming in French Polynesia. *Aquaculture*, **186**: 117-144.
- Pouvreau, S., Gangnery, A., Tiapari, J., Lagarde, F., Garnier, M., Bodoy, A. (2000b). Gametogenic cycle and reproductive effort of the tropical blacklip pearl oyster, *Pinctada margaritifera* (Bivalvia: Pteriidae), cultivated in Takapoto atoll (French Polynesia). *Aquat. Living Resour.*, **13**: 37-48.
- Pouvreau, S., Bourles, Y., Lefebvre, S., Gangnery, A., Alunno-Bruscia, M. (2006). Application of a dynamic energy budget model to the Pacific oyster, *Crassostrea gigas*, reared under various environmental conditions. *Journal of Sea Research*, **56** (2): 156- 167.
- Poza, J. (1995). Técnicas y sistemas de cultivo extensivo de moluscos. Acuicultura maraña en Galicia. Ed. do Castro. Sada: 59-70.
- Raska, I., Shaw, P.J., Cmarko, D. (2006). New insights into nucleolar architecture and activity. *Int. Rev. Cytol.*, **255**: 177-235.
- Raz, E. (2000). The function and regulation of vasa-like genes in germ-cell development. *Genome Biology* 2000, **1**(3): reviews1017.1–1017.6.
- Reis-Henriques, M.A., Le Guellec, D., Remy-Martin, J.P., Adessi, G.L. (1990). Studies on endogenous steroids from the marine mollusc *Mytilus edulis* L. by gas chromatography and mass spectrometry. *Comp. Biochem. Physiol.*, **95B**: 303-309.
- Remacha- Treviño, A. (2005). Ciclo reproductivo de *Solen marginatus* (Pulteney, 1799) (Mollusca: Bivalvia) en la ría del Eo (noroeste de España). *Bolletín del Instituto Español de Oceanografía*, **21**(1-4): 375-385.
- Rodríguez-Jaramillo, C., Hurtado, M.A., Romero-Vivas, E., Ramírez, J.L., Manzano, M., Palacios, E. (2008). Gonadal development and histochemistry of the tropical oyster, *Crassostrea corteziensis* (Hertlein, 1951) during an annual reproductive cycle. *J. Shellfish Res.*, **27**: 1129-1141.

- Ruíz, C., Martínez, D., Mosquera, G.; Abad, M., Sánchez, J. L. (1992). Seasonal variations in condition, reproductive activity and biochemical composition of the flin oyster, *Ostrea edulis*, from San Cibraian (Galicia, Spain). *Marine Biology*, **112**: 67- 74
- Saavedra, Y. P. (2002). Estudio del ciclo gonadal y determinación de la fecundidad potencial de *Ostrea chilensis* en el estuario de Quempillén Anduc, Chiloé. Instituto de Embriología, Facultad de Ciencias Veterinarias, Universidad Austral de Chile.
- Saffman, E., Lasko, P. (1999). Germline development in vertebrates and invertebrates. *CMLS, Cell. Mol. Life Sci.*, **55**: 1141–1163.
- Samuel, D. (1978). A digenic Trematode infection in the edible oyster *Crassostrea madresensis* (Preston). *Indian Journal of Fisheries*, **23** (1 and 2): 153- 159
- Sastry, A. N. (1963). Reproduction of the bay scallop, *Aequipecten irradians* lamarck. Influence of temperature on maturation and spawning. *Biological Bolletin*, **125** (1): 146- 153
- Saout, C., Quéré, C., Donval, A., Paulet, Y.M., Samain, J.F. (1999). An experimental study of the combined effects of temperature and photoperiod on reproductive physiology of *Pecten maximus* from the Bay of Brest (France). *Aquaculture*, **172**: 301-314.
- Siah, A., Pellerin, J., Benosman, A., Gagné, J.-P., Amiard, J.-C. (2002). Seasonal gonad progesterone pattern in the soft-shell clam *Mya arenaria*. *Comparative Biochemistry and Physiology*, Part A, **132**: 499-511.
- Siddiqui, G., Ahmed, M. (2002). Gametogenic patterns of the larviparous oyster *Ostrea nomades* from Karachi, Pakistan (northern Arabian Sea). *Aquaculture Research*, **33**: 1049-1058.
- Soyez, C., Huvet, A., Gueguen, Y., Lo, C., Le Moullac, G. (2011). Determination of gender in the pearl oyster *Pinctada margaritifera*. *J. Shellfish Res.*, **30** (2): 231-240.
- Steele, S. M., Mulcahy, F. (1999). Gametogenesis of the oyster *Crassostrea gigas* in southern Ireland. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, **79**: 673-686.
- Stenyakina, A., Walters, L.J., Hoffman, E.A., Calestani, C. (2010). Food availability and sex reversal in *Mytella charruana*, an introduced bivalve in the southeastern United States. *Mol. Reprod. Dev.*, **77**: 222-230.
- Swevers, L., Raikhel, A.S., Sappington, T.W., Shirk, P., Iatrou, K. (2005). Vitellogenesis and post-vitellogenic maturation of the insect ovarian follicle. *Elsevier BV*, pp. 87-155.
- Tennet, D.H. (1906). A study of the life-history of *Bucephalus haimeanus*; a parasite of the oyster. *Quarterly Journal of Microscopical Science*, **49**, pp. 635-690
- Thielley, M. (1993). Etude cytologique de la gamétogenèse, de la sex-ratio et du cycle de reproduction chez l'huître perlière *Pinctada margaritifera* (L) var. cummingi (Jameson), (mollusques, bivalves). Comparaison avec le cycle de *Pinctada maculata* (Gould). Doctoral Thesis, Université Française du Pacifique, French Polynesia. 233 pp.
- Toro, J. E. (1991). Respuesta a la selección y estima de heredabilidad realizada para el carácter longitud de la valva en la ostra chilena *Ostrea chilensis*, Philippi 1845. *Rev. Biol. Mar., Valparaíso*, **26** (2): 267- 280.
- Trivers, R.L., Willard, D.E. (1973). Natural selection of parental ability to vary the sex ratio of offspring. *Science*, **179**: 90-92.

- Tsukimura, B. (2001). Crustacean vitellogenesis: its role in oocyte development. *Amer. Zool.*, **41**: 465-476.
- Utting, S. D. and Millican, P. F. (1997). Techniques for the hatchery conditioning of bivalve broodstocks and the subsequent effect on egg quality and larval viability. *Aquaculture*, **155**: 45- 54
- Valle, D. (1993). Vitellogenesis in insects and other groups – A review. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*, Rio de Janeiro, **88** (1, jan./mar.): 1-26.
- Varaksina, G. S., Varaksin, A.A. (1991). Effect of estradiol, progesterone and testosterone on oogenesis of the Japanese scallop *Mizuhopecten yessoensis*. *Biol. Morya-Vlad.*, **3**: 61-68.
- Wada, K. T.; Komaru, A.; Ichimura, Y. and Kurosaki H. (1995). Spawning peak occurs during winter in the Japanese subtropical population of the pearl oyster, *Pinctada fucata fucata* (Gould, 1850). *Aquaculture*, **133**: 207- 214.
- Warner, R.R. (1988). Sex change and the size-advantage model. *Trends in Ecology & Evolution*, **3** (6): 133-136.
- Werren, J.H., Beukeboom, L.W. (1998). Sex determination, sex ratios, and genetic conflict. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **29**: 233-261.
- West, S. (2009). Sex allocation. *Princeton University Press*, New Jersey.
- Wheatley, W. B. (1951). A rapid staining procedure for intestinal amoeba and flagellates. *Am. J. Clin. Pathol.*, **21**, 990-991.
- Williamson, A., Lehmann, R. (1996). Germ cell development in drosophila. *Annu. Rev. Cell Dev. Biol.*, **12**: 365–91.
- Wilson, J. H. and Simons, J. (1985). Gametogenesis and breeding of *Ostrea edulis* on the west coast of Ireland. *Aquaculture*, **46** (4): Pages 307-321
- Wylie, C. (1999). Germ cells. *Cell*, **96**: 165–174.
- Woods, F. H. (1931). History of the germ cells in *Sphaerium striatinum* (Lam.). *Journal of Morphology*, **51** (2): 545- 595
- Woods, F.H. (1932). Keimbahn determinants and continuity of the germ cells in *Sphaerium striatinum* (Lam.). *Journal of Morphology*, **53**: 345-365.
- Yan, H., Li, Q., Liu, W., Ke, Q., Yu, R., Kong, L.J. (2011). Seasonal changes of oestradiol-17 β and testosterone concentrations in the gonad of the razor clam *Sinovacula constricta* (Lamarck, 1818). *Journal of Molluscan Studies*, **77**: 116-122.
- Yonge, C.M. (1960). Oysters. Collins Clear-Type Press, London, UK.
- Yusa, Y. (2007). Causes of variation in sex ratio and modes of sex determination in the Mollusca—an overview. *Am. Malacol. Bull.*, **23**: 89-98.
- Zhang, G., y más autores (2012). The oyster genome reveals stress adaptation and complexity of shell formation. *Nature*, **490**: 49–54.

Difusión de los resultados

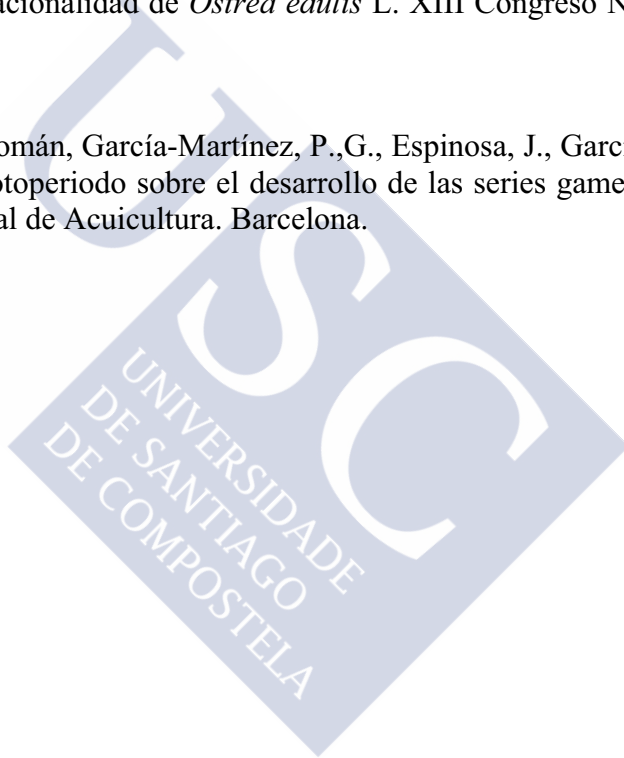
1. Capítulos de libros:

Espinosa, J., **Silva-Salvado, S.** & García-Martín, Ó. (2015). 11. Global climate change profile and its possible effects on the reproductive cycle, sex expression and sex change of shellfish as marine toxins vectors. *Climate Change and Marine and Freshwater Toxins* (pp. 359-416). Berlin, Boston: DE GRUYTER. Retrieved 17 Sep. 2015, from <http://www.degruyter.com/view/books/9783110333596/9783110333596-013/9783110333596-013.xml>

2. Comunicaciones en congresos y foros

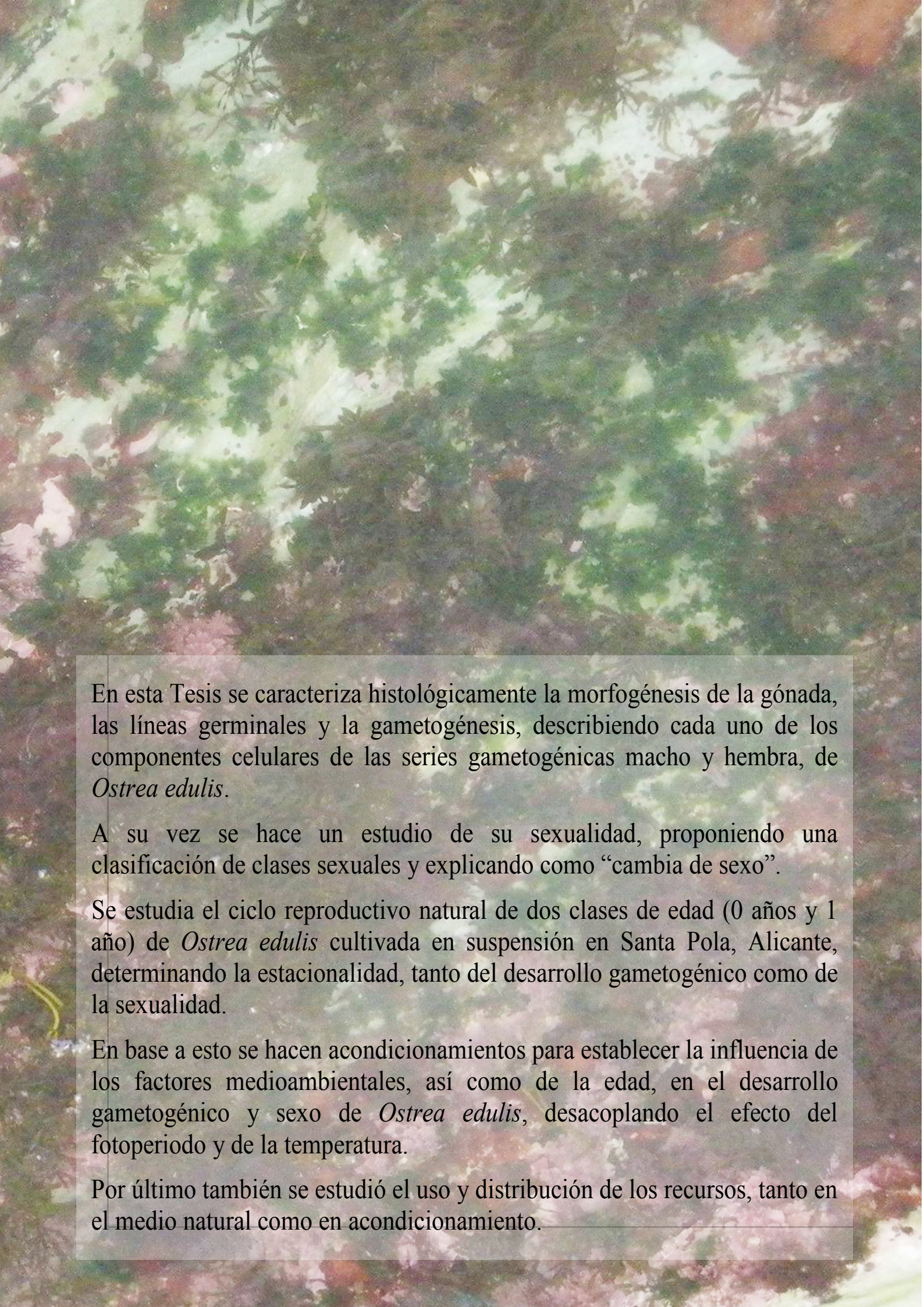
Silva-Salvado, S., García-Martínez, P., Abad, M., Román, G., Espinosa, J., García-Martín, O. (2011). Ciclo reproductor y estacionalidad de *Ostrea edulis* L. XIII Congreso Nacional de Acuicultura. Barcelona.

Silva-Salvado, S., Abad, M., Román, García-Martínez, P.,G., Espinosa, J., García-Martín, O. (2011). Efecto de la temperatura y el fotoperiodo sobre el desarrollo de las series gametogénicas de *Ostrea edulis* L. XIII Congreso Nacional de Acuicultura. Barcelona.









En esta Tesis se caracteriza histológicamente la morfogénesis de la gónada, las líneas germinales y la gametogénesis, describiendo cada uno de los componentes celulares de las series gametogénicas macho y hembra, de *Ostrea edulis*.

A su vez se hace un estudio de su sexualidad, proponiendo una clasificación de clases sexuales y explicando como “cambia de sexo”.

Se estudia el ciclo reproductivo natural de dos clases de edad (0 años y 1 año) de *Ostrea edulis* cultivada en suspensión en Santa Pola, Alicante, determinando la estacionalidad, tanto del desarrollo gametogénico como de la sexualidad.

En base a esto se hacen acondicionamientos para establecer la influencia de los factores medioambientales, así como de la edad, en el desarrollo gametogénico y sexo de *Ostrea edulis*, desacoplando el efecto del fotoperiodo y de la temperatura.

Por último también se estudió el uso y distribución de los recursos, tanto en el medio natural como en acondicionamiento.